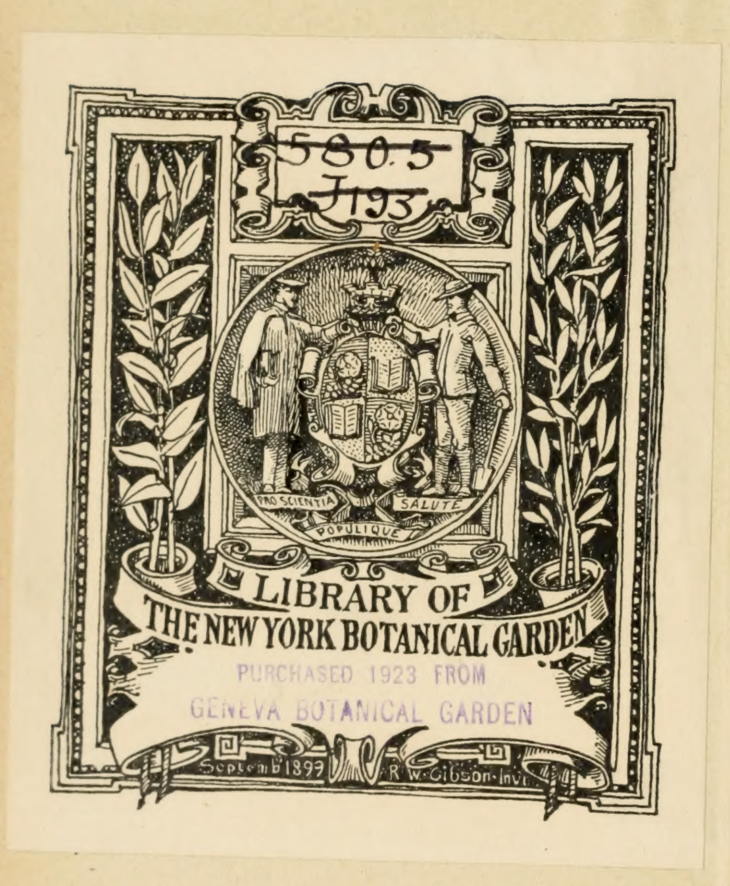
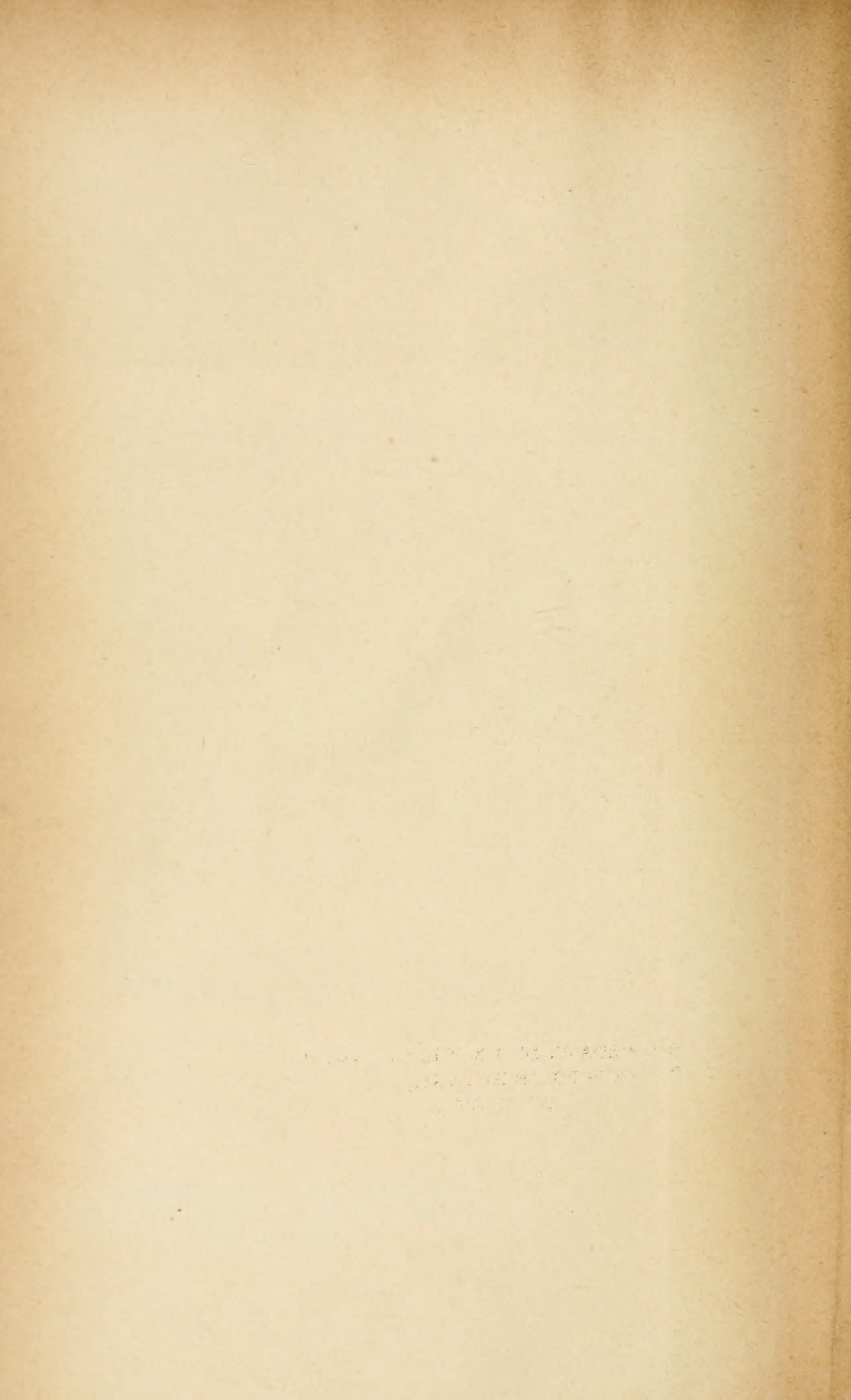




580.5
J193
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PURCHASED 1923 FROM
GENEVA BOTANICAL GARDEN
Septemb 1897
R. W. Gibson Inv.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer

Professor an der Universität Leipzig

Siebenundfünfzigster Band

Mit 4 Tafeln und 133 Textfiguren

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1917

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin.

Inhalt.

Heft 1; ausgegeben im Februar 1916.

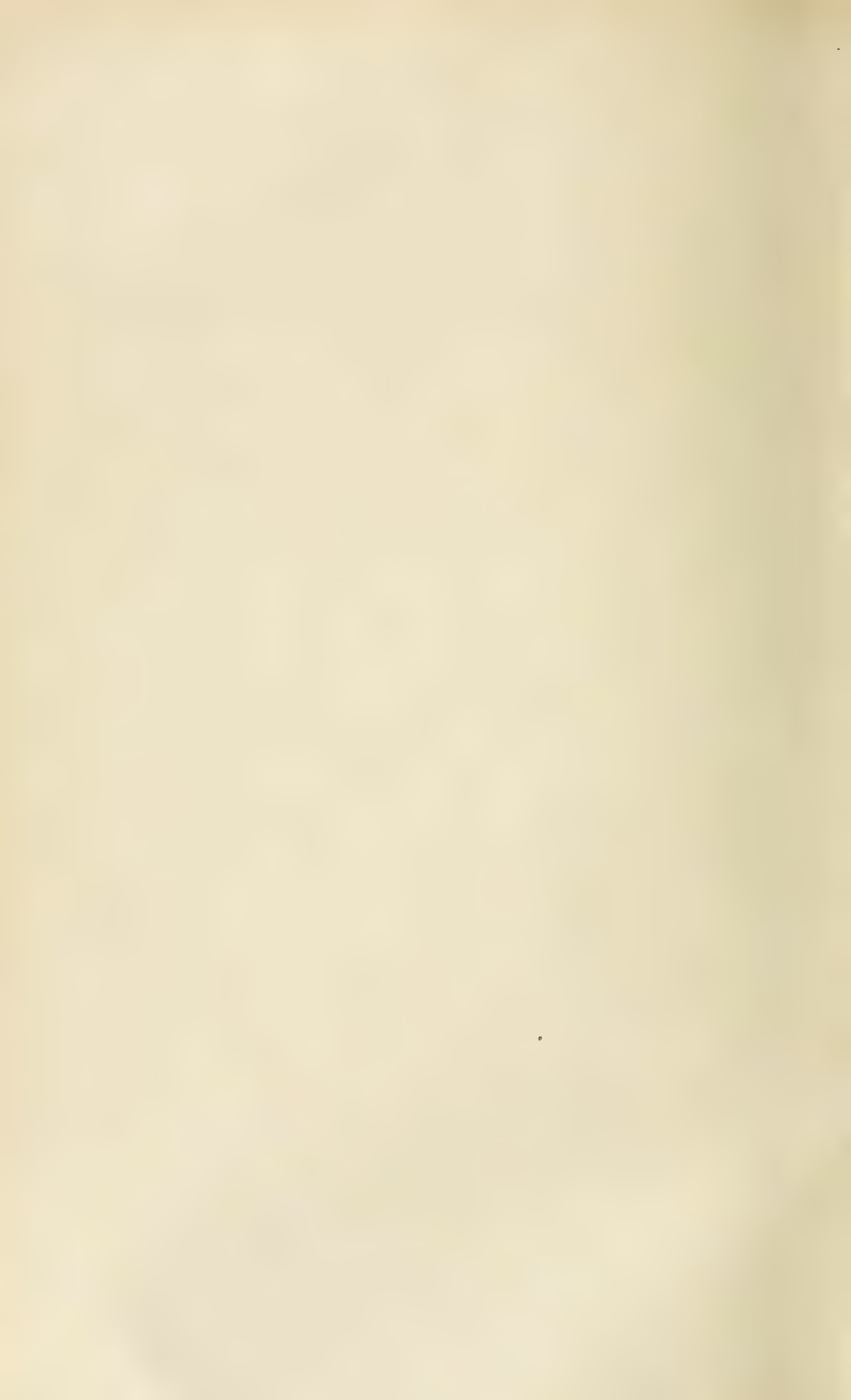
Heft 3; ausgegeben im Januar 1917.

Heft 4: ausgegeben im April 1917.

Verzeichnis der Tafeln.



Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.



Das Austreiben der Holzgewächse und seine Beeinflussung durch äußere Faktoren.

Von

Othmar Kühn.

Mit 5 Textfiguren.

Von den zahlreichen periodischen Erscheinungen der Pflanzenwelt ist die winterliche Ruheperiode eine der interessantesten, aber zugleich am wenigsten geklärten. Während Pfeffer u. a. eine autogene Ruheperiode annehmen, betrachtet Klebs dieselbe als durch äußere Faktoren bedingt. Unter diesen Faktoren, welche direkt die Ruheperiode bewirken sollen, führt Klebs (1911, S. 42) auch Verminderung des Nährsalzgehaltes des Bodens an. Als Beleg für diese Annahme betrachtet er besonders einige Versuche, welche auf Java aufgestellt wurden. So wurden Topfpflanzen, welche ihr Wachstum eingestellt hatten, durch Begießen mit Knopscher Nährstofflösung zum Treiben gebracht. Ebenso zeigten aus Töpfen in das Freiland umgesetzte Pflanzen frisches Treiben; daß Entblätterung namentlich im Frühsommer Austreibung der Knospen bewirkt, ist allgemein bekannt (Frank, S. 101, Johannsen-Molisch, 1909, S. 655, Jesenko, 1912, S. 226). Alle diese Fälle führt Klebs auf eine vermehrte Zufuhr von Nährsalzen zu den Knospen zurück.

Lakon ist nun von diesem Gedanken ausgegangen und hat in einer Reihe von Versuchen gezeigt, daß tatsächlich in einzelnen Fällen durch Darreichung von Knopscher Lösung früheres Austreiben bewirkt wird.

Ich habe nun im Anschlusse an Lakons Methode im Winter 1913/14 und 1914/15 einige Versuche angestellt, deren Ergebnisse, wie ich glaube, aus theoretischen und praktischen Gründen von Interesse sind.

Der k. k. Gartenbaugesellschaft in Wien bin ich für das Entgegenkommen, mit welchem sie mir die Mittel des Versuchsgartens Eßlingen zur Verfügung stellte, zu Dank verpflichtet.

Methodisches.

Die Versuche wurden zum größten Teile mit abgeschnittenen Zweigen von gleicher Länge (40 cm) angestellt, und zwar nahm ich zu jeder Aufstellung — Versuch oder Kontrolle — je 10 Zweige. Daneben wurde auch eine Versuchsreihe mit eingetopftem Flieder angestellt.

Alle Versuche wurden in einem Glashause (Temperatur am Tage 18° C, nachts 16° C) mit mittlerer Luftfeuchtigkeit aufgestellt. Die Verhältnisse stimmten also mit denen Lakons nicht vollständig überein, sondern lagen für das Austreiben etwas günstiger.

Schwierig war die Feststellung vergleichsfähiger Daten für die Fortschritte der einzelnen Versuche. Wie Lakon, nahm auch ich drei Hauptpunkte zur Aufzeichnung an, nämlich den Beginn des Knospenwachstums, die vollzogene Knospenbrechung und die vollzogene Blattentfaltung resp. Streckung der Blütenstände.

Aber welche Daten sind hierfür einzusetzen?

An 10 Zweigen kommen über 100 Knospen in Betracht, welche keineswegs gleichmäßig austreiben. Da ich schon bei früheren Versuchen gesehen hatte, daß hier individuelle Unterschiede eine große Rolle spielen, wurden die Zweige für eine Versuchsserie immer von ein und demselben Pflanzenexemplar genommen. Ferner wurden nur Zweige mit annähernd gleichen, mittelstark ausgebildeten Knospen genommen. Endlich wurde als Datum des betreffenden Entwicklungsstadiums jener Tag gewählt, an welchem die Hälfte der Zweige mit mindestens je einer Knospe dasselbe erreicht hatten.

Wie wichtig eine solche Bestimmung ist, zeigte sich besonders bei den Versuchen mit *Quercus*, welche Pflanze auch in anderen Beziehungen große individuelle Unterschiede zeigt (Magnus). So trieb z. B. von den zehn 3 Tage vorgetrockneten und am 6. November in Knopsche Lösung gestellten Zweigen ein einziger bereits am 27. November aus, alle anderen erst zwischen 20. und 24. Dezember (Fig. 1). Ähnliche Verhältnisse zeigten auch *Fagus* und *Fraxinus*, wenn auch in geringerem Maße.

Über die Zusammensetzung der verwendeten Nährlösung sagt Lakon gar nichts aus; sie ist auch, wie orientierende Versuche zeigten, von keiner erheblichen Bedeutung.

Ich verwendete folgende, von Wiesner (Elemente d. wissensch. Botanik, Bd. I) angegebene Zusammensetzung:

1 Gewichtsteil		salpetersaurer Kalk,	auf 1000 Gewichtsteile Wasser.
0,25	„	salpetersaures Kali,	
0,25	„	saures phosphorsaures Kali,	
0,25	„	schwefelsaure Magnesia,	
0,02	„	phosphorsaures Eisenoxyd	



Fig. 1. *Quercus robur.*
Versuch vom 6. XI. 1914. Zwei Zweige, welche gleichzeitig vorgetrocknet und in Knopsche Lösung gestellt worden waren, aber beträchtliche individuelle Unterschiede in der Zeit des Austreibens zeigten. Photographiert am 14. XII. 1914.

Die Lösung wurde, wie dies bereits Lakon (S. 578) angibt, von Zeit zu Zeit erneuert und die Zweige an der Basis beschnitten, so daß es auch gelang, die Schnittflächen einigermaßen pilzfrei zu halten. Ebenso wurde eine fortschreitende Verdünnung der Lösungen durch tägliches Nachfüllen von Wasser, wie dies Lakon empfiehlt, vorgenommen. Bei einigen Kontrollversuchen war zwar eine Schädigung durch die langsame Konzentrierung der Lösung

infolge des Stehens nicht zu bemerken, bei anderen aber wohl; doch wurde die Frage, da Lakon (S. 578) über diesen Punkt weitere Mitteilungen in Aussicht stellt, nicht weiter verfolgt.

Versuche mit *Syringa vulgaris*.

Versuche mit *Syringa* wurden im Winter 1914 in großer Anzahl angestellt. Als Beispiele will ich hier bloß jene Versuche anführen, welche den von Lakon beschriebenen soweit als möglich analog waren.

Versuch vom 9. Oktober 1914.

	Knospenwachstum		Knospenbrechung		Blattentfaltung	
	am	nach Tagen	am	nach Tagen	am	nach Tagen
Zweige in Wasser	17. X.	8	18. X.	9	20. X.	11
Zweige in Knopscher Lösung	16. X.	7	17. X.	8	19. X.	10

Die entsprechenden Angaben Lakons lauten:

Versuch vom 9. Oktober 1911.

	Knospenwachstum		Knospenbrechung		Blattentfaltung	
	am	nach Tagen	am	nach Tagen	am	nach Tagen
Zweige in Wasser	10. XI.	32	14. XI.	36	23. XI.	45
Zweige in Knopscher Lösung	22. X.	13	26. X.	17	27. X.	18

Man sieht auf den ersten Blick die bedeutende Differenz, welche zwischen diesen Angaben besteht. Während bei Lakon die Blattentfaltung bei den Kontrollen um 27 Tage später eintritt als bei den Versuchen in Knopscher Lösung, war der Unterschied bei meinen Versuchen kaum merkbar.

Um eine erhöhte Treibwirkung zu erzielen, trocknete Lakon die Zweige einige Tage in Thermostaten, ehe sie in Knopsche Lösung bezw. Wasser gestellt wurden. Ich habe die betreffenden Versuche so genau als möglich wiederholt und die Zweige ebenfalls 3 Tage im Thermostaten bei etwa 26° C getrocknet.

Versuch vom 26. Oktober 1914.

Die Zweige kamen nach 3tägiger Trocknung in:	Knospenwachstum		Knospenbrechung		Blattentfaltung	
	am	nach Tagen	am	nach Tagen	am	nach Tagen
Wasser	28. X.	2	30. X.	4	2. XI.	7
Knopsche Lösung	28. X.	2	30. X.	4	2. XI.	7

Die entsprechenden Werte Lakons waren:

Versuch vom 26. Oktober 1911.

Die Zweige kamen nach 3tägiger Trocknung in:	Knospenwachstum		Knospenbrechung		Blattentfaltung	
	am	nach Tagen	am	nach Tagen	am	nach Tagen
Wasser	30. X.	4	3. XI.	8	13. XI.	18
Knopsche Lösung	28. X.	2	30. X.	4	1. XI.	6

Während Lakon hier noch eine Differenz von 12 Tagen hatte, ist eine solche bei meinen Versuchen nicht zu merken.

Hier möchte ich noch erwähnen, daß die Knospen vorgetrockneter Zweige, ebenso wie die von in kaltem oder warmem Wasser gebadeten Zweigen besonders durch ihr gleichmäßiges Austreiben auffallen.

Weitere Versuche mit vorgetrockneten und nicht vorgetrockneten Zweigen hatten stets dasselbe Ergebnis: keine oder geringe Unterschiede zwischen den in Wasser und in Knopscher Lösung aufgestellten Zweigen.

Im November zeigte die Blattentfaltung bei Lakon noch eine Differenz von 6 Tagen.

Versuch vom 18. November 1911.

	Knospenwachstum		Knospenbrechung		Blattentfaltung	
	am	nach Tagen	am	nach Tagen	am	nach Tagen
Zweige in Wasser	13.XII.	25	16.XII.	28	19.XII.	31
Zweige in Knopscher Lösung	8.XII.	20	10.XII.	22	13.XII.	25

Bei meinen Versuchen war dagegen keinerlei Differenz zu bemerken.

Versuch vom 18. November 1914.

	Knospen-wachstum		Knospen-brechung		Blatt-entfaltung	
	am	nach Tagen	am	nach Tagen	am	nach Tagen
Zweige in Wasser	6. XII.	18	8. XII.	20	11.XII.	23
Zweige in Knopscher Lösung	6. XII.	18	8. XII.	20	11.XII.	23

Versuche mit verschiedenen Holzgewächsen.

Lakon berichtet weiteres über Versuche mit *Carpinus betulus* L., *Tilia platyphylla* Scop., *Acer pseudoplatanus* var. *erythrocarpa*, *Corylus avellana* L., *Aesculus hippocastanum* L. und *Magnolia Alexandrina*.

Die Versuche mit *Acer pseudoplatanus* var. *erythrocarpa* und *Magnolia Alexandrina* konnte ich leider nicht wiederholen, da mir das Material fehlte.

Carpinus betulus trieb bei Lakon in Knopscher Lösung am 9. Januar, in Wasser am 11. Januar nur eine Knospe. Bei meinen Versuchen vom 1. Dezember zeigte *Carpinus* in Knopscher Lösung:

Knospenwachstum am 14. I. 1915,
Knospenbrechung am 25. I. 1915;

im Wasser:

Knospenwachstum am 16. I. 1915,
Knospenbrechung am 28. I. 1915.

Hier zeigte also die Nährlösung eine günstigere Wirkung als bei Lakon; es ist auch, wie aus weiteren Versuchen hervorgeht, unverkennbar, daß die Nährlösung gerade bei schwerer austreibenden Pflanzen besser wirkt als bei leicht treibenden.

Dabei ist allerdings zu bemerken, daß ein Vorsprung von 4 Tagen in der Entwicklung, der bei *Syringa* z. B. bedeutend wäre, bei der langen Ruhezeit von *Carpinus*, *Fagus* usw. kaum eine Rolle spielt.

Corylus avellana L. zeigte bei meinen Versuchen nur geringfügige Differenzen in der Zeit des Stäubens, so daß von einer Treibwirkung kaum zu sprechen ist.

Tilia plathyphylla Scop., am 1. Dezember in Knopsche Lösung bezw. Wasser gestellt, zeigte bei Lakon 5 Tage, bei mir 3 Tage Differenz in der Entwicklung. Zweige von *Aesculus hippocastanum*, am 1. Dezember aufgestellt, zeigten bei Lakon in Knopscher Lösung am 20. Dezember deutliche Knospenbrechung, in Wasser erst am 28. Dezember. Bei meinen Versuchen brachen die Knospen in beiden Serien am 24. Dezember und entwickelten sich auch weiterhin völlig gleichmäßig (Fig. 2).

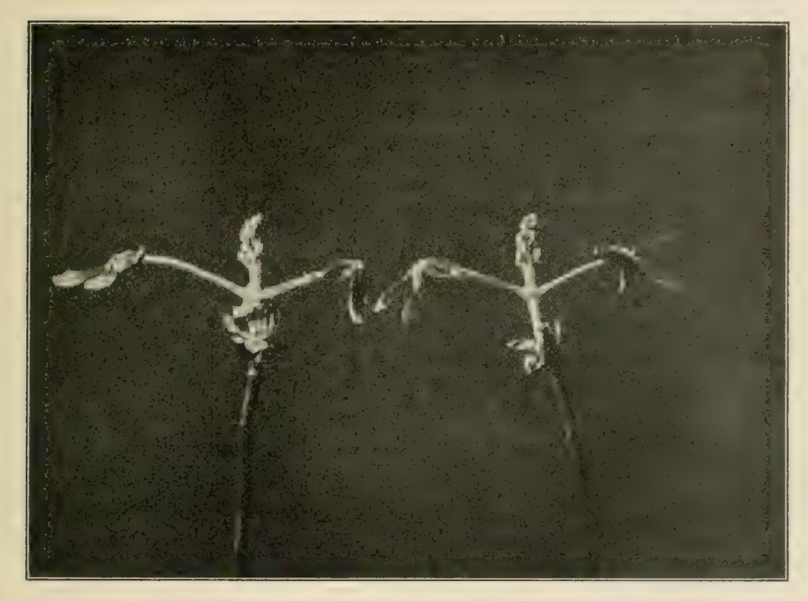


Fig. 2. *Aesculus hippocastanum.*
Versuch vom 1. XII. 1914. Der linke Zweig in Wasser, der rechte in Knopscher Lösung. Photographiert am 2. I. 1915.

Versuche mit Holzgewächsen mit fester Ruheperiode.

Fagus silvatica L., *Fraxinus excelsior* L. und die *Quercus*-Arten werden als besonders widerstandsfähig gegen die verschiedenen Frühtreibverfahren bezeichnet (Lakon, S. 572, dort auch weitere Literatur).

Die Ruheperiode von *Quercus robur* L., mit welcher Pflanze ich zahlreiche Versuche anstellte, ist zwar nicht so fest wie die von *Fagus* und *Fraxinus*, auch nicht so tief wie die von *Carpinus*

und *Tilia*, da es bereits Howard gelang, ohne jede Behandlung in 29 Tagen Austreiben zu erzielen. Doch sind die Knospen gegen Vertrocknung und Verletzung sehr empfindlich und treiben häufig überhaupt nicht; daher die negativen Resultate mit Vortrocknung, Injektion usw. (Howard, S. 73, Jesenko, 1911, S. 275).

Außerdem zeigen die Zweige eines und desselben Baumes oft große Verschiedenheiten in bezug auf das Austreiben, wie ich bereits früher (siehe auch Fig. 1) gezeigt habe, so daß ich den bei *Quercus* erzielten Resultaten keine größere Bedeutung zumessen möchte.



Fig. 3. *Fagus silvatica*. Versuch am 8. XI. 1914. Ein Kontrollzweig in Wasser. Photographiert am 20. XII. 1914.

Bei *Fagus silvatica* hatten lange Zeit alle angewendeten Frühtreibverfahren keinen Erfolg (Johannsen, Molisch, Howard, Weber). Erst die von v. Portheim und mir angewendeten Methoden hatten einigen Erfolg. So gelang es uns, durch 12stündige Kälteeinwirkung und ein folgendes 12stündiges Warmbad von 30° C am 11. Dezember 1913 *Fagus* am 30. Januar zur Knospenschwellung und weiterhin zur Blattentfaltung zu bringen; durch Entfernung und Entfaltung der Knospenschuppen wurde ein Austreiben der betreffenden Knospen innerhalb weniger Wochen bewirkt.

Lakon erhielt bei den 5 Tage vorgetrockneten und am 8. November in Knopsche Lösung gestellten Zweigen eine Anschwellung der Knospen, welche am 2. Dezember ihren Höhepunkt erreichte; zu einer Knospenentfaltung kam es aber nicht. Die von mir ebenfalls 5 Tage vorgetrockneten und am 8. November 1914 in Knopsche Lösung bezw. Wassser gestellten Zweige zeigten folgendes Verhalten in Knopscher Lösung:

Knospenschwellung am 10. XII.,
Knospenbrechung am 16. XII.;

in Wasser:

Knospenschwellung am 14. XII.,
Knospenbrechung am 19. XII. (Fig. 3).

Bemerkenswert aber ist hier, daß Lakon bei den in Wasser stehenden Zweigen überhaupt keine Schwellung oder Entwicklung der Knospen sah, ein Umstand, der unbedingt mit einem Mangel der Methodik, etwa zu kurzen Zweigen usw., zusammenhängen dürfte. Aus dem Ergebnis meiner Versuche geht aber wohl hervor, daß der Hauptanteil an dem verblüffenden Treiberfolg bei *Fagus* der 5tägigen Trocknung zuzuschreiben ist.

Bei Lakons Versuchen trieben die geschwellten Knospen nicht aus und auch bei meinen Versuchen kamen sie nicht über ein gewisses Stadium der beginnenden Blattentfaltung. Die Ursache dieser Erscheinung ist wohl mit Lakon in den äußeren Verhältnissen, besonders der Luftfeuchtigkeit, zu suchen; denn bei früheren Versuchen in einem feuchteren Warmhause hatten sich die Blätter schön entwickelt (L. v. Portheim und O. Kühn, Fig. 1 u. 4).

Von *Fraxinus* trieben Anfang Februar, wie bei Lakon, bloß einige Knospen aus und zwar sowohl in Knopscher Lösung als auch in Wasser.

Versuche mit eingetopftem Flieder.

Da Lakon einen Kontrollversuch mit eingetopften Eichen *(Quercus crispula)* gemacht und hierbei ganz glänzende Resultate erzielt hatte, war ich bestrebt, seine Methode auch an eingetopften Pflanzen zu erproben.

Größere Versuche in dieser Richtung waren leider durch den Mangel an Raum und Material unmöglich, doch wurde wenigstens eine Serie von Versuchen mit eingetopften Stücken eines großblütigen, gefüllten, weißen Flieders gemacht.

Stock I wurde von Zeit zu Zeit mit Knopscher Lösung begossen, Stock II wurde 6 Stunden bei 32,5° C warmgebadet, Stock III diente der Kontrolle. Alle drei Stöcke wurden am 21. November ins Glashaus gestellt.

Stock II zeigte bereits am 26. November Knospenbrechung und wurde am 16. Dezember mit Stock I photographiert (Fig. 4, S. 10).

Stock I zeigte die Brechung erst am 16. Dezember, Stock III erst am 24. Dezember 1914.

Während also ein mäßiges Warmbad, welches lange nicht das Maximum der möglichen Wirkung zeigt, einen Vorsprung der Ent-

wicklung um 28 Tage bewirkte, erreichte das Lakonsche Verfahren nur einen solchen von 8 Tagen. Die mit Knopscher Lösung begossene Pflanze zeigte weiterhin reichliche und kräftige Blattbildung, entwickelte auch zahlreiche Wurzel- und Wassertriebe, zeigte aber nur spärliche Blütenbildung. Dieses Verhalten entspricht ganz der Klebsschen Erfahrung, daß Unterernährung die Blütenbildung begünstigt, reichliche Ernährung aber schwächt.



Fig. 4 Eingetopfter Flieder.
Versuch vom 21. XI. 1914. Der linke Stock nach dem Warmbad, der rechte nach dem Nährsalzverfahren behandelt. Photographiert am 16. XII. 1914.

Versuche mit verschiedenen Lösungen.

Weitere Versuche sollten zeigen, ob, entsprechend den Anschauungen Klebs' und Lakons, die treibende Wirkung, welche nach dem bisher Berichteten als ziemlich schwach zu bezeichnen ist, nur der Nährlösung als solcher oder vielleicht auch anderen Substanzen zukommt.

Jesenko (1912, S. 81 ff.) hatte bereits gezeigt, daß Alkohol und Säuren, nach Art des Warmbades äußerlich angewendet, treibend wirken. Ich versuchte nun, ob einfaches Einstellen der Zweige in diese Substanzen, wie bei der Anwendung der Nährlösung, nicht denselben Effekt erzielt.

Am 9. Oktober 1914 wurden je 20 Zweige von *Syringa vulgaris* in Lösungen von Äthylalkohol, Salzsäure, Salpetersäure und Weinsäure in den Konzentrationen 1 %, ½ %, ¼ % und in Wasser eingestellt. Bei den Säuren wurde in den folgenden Tagen eine zunehmende Verdünnung durch Zugießen von Wasser vorgenommen, da eine Konzentration der Säuren durch Verdunstung die Pflanzen sehr schädigt.

Über das Verhalten der Zweige gibt folgende Tabelle Aufschluß:

Versuch vom 9. Oktober 1914.

Zweige in:	Knospenbrechung am:
Alkohol 1 %	16. Oktober
Alkohol ½ und ¼ %	17. Oktober
Salzsäure 1 %	—
Salzsäure ½ und ¼ %	17. Oktober
Schwefelsäure 1 %	—
Schwefelsäure ½ und ¼ %	17. Oktober
Weinsäure 1 %	—
Weinsäure ½ und ¼ %	17. Oktober
Destilliertes Wasser	18. Oktober
Knopsche Lösung	17. Oktober.

Es ist wohl unverkennbar, daß geringe Konzentrationen von Alkohol und Säuren mindestens denselben Effekt haben, wie die Knopsche Lösung.

Lösungen von einzelnen Salzen wurden meines Wissens nach noch nicht zu Treibversuchen herangezogen; deshalb mag das Resultat einiger Versuche von Interesse sein, welche ich jedoch keineswegs für abgeschlossen halte und welche ich nächsten Winter fortzusetzen hoffe.

Es ist bekannt, daß die meisten Gifte, in geringen Mengen angewendet, als Reizmittel wirken. Dementsprechend fand Bokorny, daß das Wachstum von Keimlingen durch Gifte in starken Verdünnungen gefördert wird. Meine Versuche mit Sublimat, Zyan-

kali und Kupfersulfat hatten jedoch ein durchaus negatives Ergebnis. So wirkte z. B. eine Lösung von 0,005 % $HgCl_2$, welche bei Bokorny ausgesprochen wachstumsfördernd wirkte, in meinem Falle verzögernd, indem die Knospen des Versuches vom 26. Oktober erst am 12. November zu schwellen begannen und am 15. November aufbrachen, während die in Wasser befindlichen Zweige bereits am 9. November Knospenbrechung zeigten. Bei höheren Konzentrationen unterblieb jede Entwicklung.

Als Beispiel eines nicht giftigen Salzes seien hier die Versuche mit K_2HPO_4 erwähnt. Eine Lösung von 0,125 % dieses Salzes wirkte während der tieferen Ruheperiode deutlich treibend. Die erhaltenen Daten stimmen mit den für die Knopsche Nährlösung angegebenen auf den Tag genau überein. Als Beispiel sei ein Versuch angegeben, welcher in dem früheren Kapitel über die Wirkung der Nährlösung nicht erwähnt wurde:

Am 26. Oktober wurden 3 Tage vorgetrocknete Zweige in Knopsche Lösung und Wasser gestellt; sie brachen am 30. Oktober auf und zeigten keinerlei Differenz in der Entwicklung. Gleichzeitig wurden auch nicht vorgetrocknete Zweige in Knopscher Lösung, 0,125 % K_2HPO_4 und Wasser aufgestellt. Die in der Nährlösung und K_2HPO_4 befindlichen Zweige zeigten am 9. November, die in Wasser am 11. November Knospenbrechung.

Am 19. Dezember wurden je 10 Zweige von *Salix viminalis* in Knopscher Lösung, 0,125 % KNO_3, 0,125 % $Ca(NO_3)_2$, 0,125 % $MgSO_4$ und Wasser aufgestellt. Die Knospenbrechung erfolgte in:

KNO_3	am 5.	Januar	1915,
$Ca(NO_3)_2$	„ 5.	„	„
$MgSO_4$	„ 5.	„	„
Knopscher Lösung .	„ 6.	„	„
Wasser	„ 7.	„	„

Konzentrationen bis zu 0,5 % wirkten ähnlich, Lösungen von 1 % etwas verzögernd, solche von 5 % schädigend.

Aus den angeführten Versuchen geht wohl zur Genüge hervor, daß Alkohol, verschiedene Säuren und Salze treibend wirken, ein Umstand, welcher die Wirkung der Nährlösung wohl in ein neues Licht rückt.

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen im allgemeinen das Ergebnis Lakons, daß nämlich die Nährsalze treibend (ich sage absichtlich nicht frühtreibend) wirken; sie zeigen aber andererseits, daß diese treibende Wirkung ziemlich gering ist. Die Ergebnisse wiesen bei einzelnen Versuchen, namentlich bei *Fagus* und *Fraxinus*, bedeutende Differenzen gegenüber denen Lakons auf; ich bemerke hier, daß meine Versuche stets in mehreren parallelen Reihen angestellt wurden, z. B. bei *Fagus* in drei, bei *Fraxinus* in zwei Reihen zu je 10 Zweigen. Lakons Angaben über die Methodik sind leider nicht eingehend genug, als daß man die Ursache dieser Abweichung sicher feststellen könnte.

Es wurde ferner gezeigt, daß die treibende Wirkung, welche die Nährlösung zeigt, auch verschiedenen anderen Substanzen, wie Äthylalkohol, einigen Säuren und Salzen, zukommt. Die Wirkung dieser Substanzen scheint nicht ein ausgesprochenes Frühtreiben, d. i. eine abnormale Aufhebung einer Ruheperiode zu sein, sondern vielmehr eine Beschleunigung des normalen Austreibens, eine katalytische Wirkung, wie sie für die Samenkeimung bereits bekannt ist. Die Mittel, welche die Samenkeimung beschleunigen, sind, wie ich aus zahlreichen Versuchen ersehen habe, nicht imstande, die Ruheperiode von Samen, für welche eine solche bekannt ist, aufzuheben oder abzukürzen.

Geringe Differenzen des Austreibens, wie sie das Nährsalzverfahren bewirkt, sind außer den bisher angeführten auch durch andere Mittel zu erreichen. Zweige von *Syringa*, *Salix*, *Philadelphus*, *Fagus* usw., denen die oberste Spitze etwa 1 cm weit abgeschnitten wurde, zeigten eine um 2—3 Tage frühere Entwicklung als die Kontrollzweige (Fig. 5, S. 14). Daß größere Zweige früher treiben als kleinere, habe ich bereits früher (v. Portheim und Kühn, S. 420) gezeigt. Solche Differenzen — und oft größere — findet man aber auch im Freien beim Austreiben. Außer den bereits früher erwähnten individuellen Verschiedenheiten der Bäume, Zweige und Knospen, welche größtenteils auf den Ernährungsverhältnissen des Vorjahres beruhen, kann man auch gewisse regelmäßige Schwankungen beobachten. An gewissen Holzgewächsen treiben die untersten Zweige zuerst und die obersten zuletzt, bei anderen ist es umgekehrt, bei manchen treiben die am meisten besonnten Zweige zuerst, bei anderen die im Innern der Krone gelegenen. Diese Verschiedenheiten sind durch Faktoren bedingt, von welchen wir die Nährsalzversorgung durch die angeführten Ver-

suche wohl genügend illustriert haben. Daß daneben aber auch die Wasserversorgung eine nicht unwichtige Rolle spielt, lehrt uns ein einfacher Versuch: man stellt in Winterruhe befindliche Zweige (es gelangten *Syringa vulgaris, Salix babylonica, Populus alba* und *Fagus silvatica* zur Anwendung) in eine nicht zu schwache Farbstofflösung[1]). Untersucht man dann den Zweig zu der Zeit, da die erste Knospe Wachstumserscheinungen zeigt, an Quer- und



Fig. 5. *Philadelphus.*
Versuch vom 12. I. 1914. Bei den rechts aufgestellten Zweigen wurde die Spitze etwa $^1/_2$ cm weit abgeschnitten. Photographiert am 21. I. 1914.

Längsschnitten, so sieht man, daß die Farbstofflösung gerade bis zu dieser Knospe gestiegen ist.

Einen entscheidenden Einfluß übt in vielen Fällen auch das Licht aus. Bei vielen Pflanzen sieht man, daß sie an der dem

1) Am besten eignet sich hierzu das Patentblau V (Patentblau superfein, rein) der Höchster Farbwerke, denen ich für die liebenswürdige Überlassung von Farbstoffproben zu Dank verpflichtet bin.

Lichte zugekehrten Seite zuerst treiben, bei anderen sieht man ein Austreiben von unten nach oben, entsprechend der Nährsalz- und Wasserversorgung und gleichzeitig ein Treiben an der dem Lichte zugekehrten Seite. Eingehende Studien über den Einfluß des Lichtes wurden besonders bei *Fagus* angestellt. Jost zeigte, daß einzelne verdunkelte Zweige der Buche nicht austreiben. Ich habe diese Versuche mit verschiedenen Buchen und zwar mit *Fagus silvatica, F. silvatica* var. *atropurpurea, F. silvatica* var. *aspleniifolia* wiederholt, dabei aber nur die einzelnen Knospen (von jedem Exemplar 20) mit schwarzem Papier verdunkelt. Die Knospen trieben aus:

	am Licht	im Dunkeln
Fagus silvatica	3. IV. 1915	26. IV. 1915,
F. silvatica atropurpurea .	12. IV. 1915	2. V. 1915,
F. silvatica aspleniifolia .	15. IV. 1915	2. V. 1915.

Auch bei anderen Bäumen trieben die verdunkelten Knospen später aus, als die belichteten, so bei *Fraxinus ornus, Magnolia spec.* und *Ulmus campestris;* doch waren die Differenzen bei weitem nicht so groß wie bei *Fagus.*

Wir sehen also, daß Licht und Nährsalzversorgung[1]) das Austreiben der Holzgewächse beeinflussen. Diese Erscheinung hat aber mit der Ruheperiode nicht das geringste zu tun. Die Nährsalze sind, wie zahlreiche Versuche zeigten, nicht imstande, die autogene Ruheperiode aufzuheben; denn die Differenzen von wenigen Tagen, wie ich sie nach Lakons Methode erzielte, beruhen nicht auf einer Abkürzung der eigentlichen Ruheperiode, sondern der „unfreiwilligen Ruhe“ und stellen nur eine Beschleunigung des bereits beginnenden Austreibens dar. Dagegen sind Klebs' Versuche über das Treiben der Buchen bei künstlicher Beleuchtung wohl als „Frühtreiben“ aufzufassen, wie bereits Jost (1915) gezeigt hat. Die Annahme einer autogenen (ererbten) Ruheperiode der Holzgewächse ist bisher keineswegs erschüttert, und es würde weiterer Untersuchungen bedürfen, um sie zu widerlegen.

Eßlingen, 15. Mai 1915.

---

1) Über den Einfluß der Wasserversorgung behalte ich mir weitere Untersuchungen vor.

Literatur-Verzeichnis.

Bokorny, Th., Über den Einfluß verschiedener Substanzen auf die Keimung der Pflanzensamen. Wachstumsförderung durch einige Substanzen. Biochem. Zeitschr., L, S. 1—118, 1913.

Frank, A. B., Die Krankheiten der Pflanzen, 2. Aufl., 1895, S. 101.

Howard, W. L., Untersuchung über die Winterruheperiode der Pflanzen. Dissertation. Halle a. S., 1906.

Jesenko, F., Einige neue Verfahren, die Ruheperiode der Holzgewächse abzukürzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXIX, S. 273, 1911.

— —, Dasselbe. Zweite Mitteilung. Ebenda, Bd. XXX, S. 81, 1912.

Johannsen, W., Das Ätherverfahren beim Frühtreiben usw., 2. Aufl, Jena 1906.

Jost, L., Über den Einfluß des Lichtes auf das Knospentreiben der Rotbuche. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XII, S. 188, 1894.

— —, Referat über: Klebs, Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche, in Zeitschr. f. Botanik, Bd. VII, S. 129, 1915.

Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

— —, Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsber. d. Heidelb. Akad. Wissensch., math.-nat. Kl., 1911.

— —, Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Ebenda, 1914.

Lakon, G., Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. Zeitschr. f. Botanik, Bd. IV, S. 561, 1912.

Magnus, W., Der physiologische Atavismus unserer Eichen und Buche. Biolog. Zentralbl., 1913, Bd. XXXII, S. 309.

Molisch, H., Über ein einfaches Verfahren, Pflanzen zu treiben. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. CXVII, S. 87, 1908.

— —, Dasselbe, II. Teil. Ebenda, Bd. CXVIII, S. 637, 1909.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1904, Bd. II, S. 260.

Portheim, L. v., und Kühn, O., Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse. Österr. bot. Zeitschr., 1914, S. 410.

Weber, F., Über die Abkürzung der Ruheperiode der Holzgewächse durch Verletzung der Knospen bezw. Injektion derselben mit Wasser. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. CXX, S. 179, 1911.

Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten.

Von

Otto Schüepp, München.

Mit 16 Textfiguren.

Der Knospenlängsschnitt einer Wasserpflanze, z. B. von *Elodea densa* (Fig. 1) läßt in Form und Größe der einzelnen Organe auffallende Gesetzmäßigkeiten erkennen. Der lange, schlanke Vegetationskegel geht nach hinten ganz allmählich in die Sproßachse über, die sich erst rasch, später langsamer verdickt. In ihrem Innern differenziert sich der Zentralzylinder heraus; in der Rinde erscheinen erst kurze, dann immer längere Intercellulargänge. An der Oberfläche des Vegetationspunktes treten die Blätter hervor. Erst stehen sie wagerecht ab, die größeren biegen nach oben um und bilden zusammen einen Trichter, der sich nach oben öffnet. An der Basis der Blätter treten Schleimschuppen auf; ferner erkennt man, wie sich mit zunehmender Entfernung vom Vegetationspunkt Blattbasis und Oberfläche des Internodiums voneinander differenzieren.

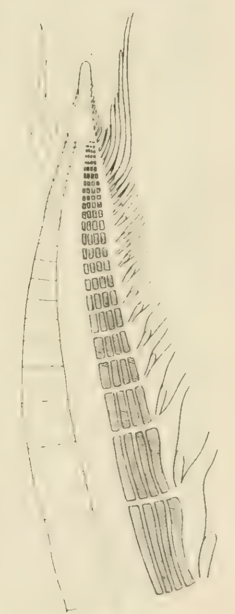


Fig. 1. Übersichtsbild einer Knospe von *Elodea densa*. Rechts: Medianschnitt; jüngste Blätter und ältere Blätter hinter dem Vegetationspunkt in Flächenansicht. — Links: Schema; Verbindungskurven der Blattspitzen und der Blattwinkel, Richtung der Blattkrümmung, Internodiengrenzen. 12,5 : 1.

Um die Gesetzmäßigkeit noch deutlicher zu machen, sind auf der linken Seite der Figur bloße schematische Leitlinien eingetragen, z. B. die Verbindungskurve aller Blattspitzen oder aller Blattwinkel und Querlinien an Stelle der Knoten, ferner Linien, die angeben, in welcher Richtung sich die Blätter krümmen. Was ist nun der Sinn dieser Gesetzmäßigkeit?

Die Sproßspitze ist nichts Ruhendes; sie ist in allen ihren Teilen im Wachstum begriffen.

Wenn sie trotzdem in ihrem Aufbau bestimmte Gesetzmäßigkeiten zeigt, so müssen diese auf bestimmten Wachstumsregeln beruhen. Die Knospenform ist ein Ausdruck für die Verteilung des Wachstums innerhalb der Knospe. Diesen Satz wollen wir als Leitmotiv für die folgenden Untersuchungen festhalten.

Die Knospe von *Elodea densa* wächst unbegrenzt und ohne ihre Form zu verändern weiter. Ihr Vegetationspunkt bildet in rhythmischer Tätigkeit eine große Anzahl von Sproßgliedern, die alle unter sich gleich sind. Derartige Knospen zeigen immer besonders schöne Gesetzmäßigkeiten; sie werden das Hauptmaterial dieser Arbeit bilden.

Die Versuche, solche Knospen zu exakten, quantitativen Bestimmungen der Wachstumsverteilung zu verwerten, gehen weit zurück. Vor allem ist eine ausgezeichnete, aber leider wenig beachtete Arbeit von Askenasy zu nennen: „Über eine neue Methode, um die Verteilung der Wachstumsintensität in wachsenden Teilen zu bestimmen" (1880). Auch Westermaier hat bald danach und ohne die Arbeit Askenasys zu kennen, dasselbe Prinzip angewandt (1881). Ferner hat Klein umfassende Untersuchungen in dieser Richtung angestellt, in denen vor allem die Verwendbarkeit der Methoden kritisch geprüft wird (1884). Aber keine dieser Arbeiten hat auf den Gang der Forschung einen entscheidenden Einfluß gewinnen können.

Es hat sich aber in der Geschichte der Biologie wiederholt gezeigt, daß der Übergang von einer bloß qualitativen Betrachtung zum exakten Messen mit wichtigen Fortschritten verknüpft war. Man braucht sich bloß an die überraschend schnelle Entwicklung der modernen Vererbungslehre und an die neueste Entwicklung der pflanzlichen Reizphysiologie zu erinnern. So sind auch von einer exakten Entwicklungsgeschichte neue Erkenntnisse und neue Fragestellungen zu erwarten.

Um eine exakte Entwicklungsgeschichte zu begründen, ist vor allem eine neue Darstellung und Vermehrung der Methoden notwendig. Wachstum und Bewegung des Vegetationspunktes und seiner Bestandteile sind der direkten Beobachtung nicht oder nur sehr schwer zugänglich. Wir können aber auf die Veränderungen des Vegetationspunktes schließen, wenn wir die Veränderungen bei der Knospenentfaltung verfolgen. Diese sind in ihren zeitlichen Verhältnissen ein vollkommenes Spiegelbild der ersteren.

I. Beobachtungen über Knospenentfaltung.

Zur Beobachtung dienten Pflanzen in den Gewächshäusern des botanischen Gartens München. Vom 27. Mai bis 29. Juli 1914 wurden alle 2—3 Tage die jungen Blätter skizziert und zugleich die charakteristischen Erscheinungen notiert.

Fig. 2 zeigt oben vier solche Skizzen von *Victoria cruciana*. Die Blätter stehen spiralig mit einer Divergenz von etwa 137°. Blatt Nr. *26* erscheint am 20. VII. in eingerolltem Zustand über dem Wasserspiegel, am 22. VII. ist es in Aufrollung begriffen, am 24. VII. zeigt es deutlich den aufgerichteten Blattrand, am 27. VII. nähert es sich bereits dem ausgewachsenen Zustand.

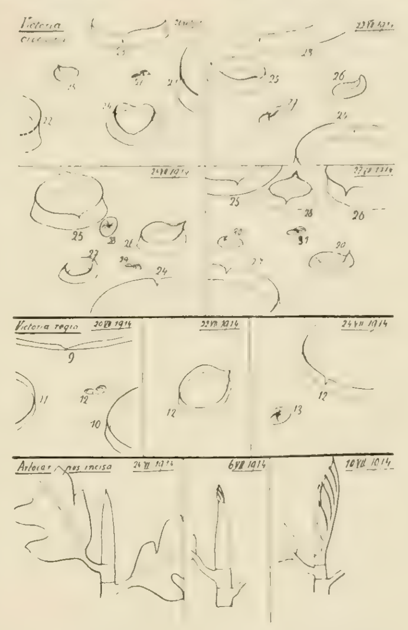


Fig. 2. Beispiele aus den Beobachtungsnotizen über Knospenentfaltung. *Victoria cruciana* (Blüten nicht eingezeichnet). Blätter *23—31* vom 20. bis 27. Juli 1914. *Victoria regia.* Blätter *9—13* vom 20. bis 24. Juli 1914. *Artocarpus incisa* vom 24. Juni bis 10. Juli 1914.

In Tabelle I (S. 20—23) sind die Notizen über *Victoria cruciana* in übersichtlicher Weise zusammengestellt. Es zeigt sich, daß die Entfaltung der Blätter während der ganzen 2 Monate sehr gleichmäßig fortschreitet. Alle 2 Tage taucht ein neues Blatt über dem Wasserspiegel empor; 9 Tage später ist es jeweils ausgewachsen. Nach gelegentlichen Beobachtungen verfließen jeweils 6 Tage zwischen der Isolierung aus der Knospe und dem Auftauchen eines Blattes.

Blatt Nr. *2* tauchte auf am 27. V., Blatt Nr. *32* am 29. VII. In 63 Tagen wurden also 30 Blätter entfaltet. Das ergibt einen „mittleren Entfaltungsabstand" von $^{63}/_{30} = 2{,}1$ Tagen.

Wir wollen uns gleich an diesem ersten Beispiel zwei charakteristische Eigenschaften der Knospen mit unbegrenztem Wachstum merken. Das Gesamtbild der Knospe bleibt, abgesehen von kleinen Schwankungen, dasselbe; aber in diesem Ge-

Tabelle I. — Blattentfaltung von *Victoria cruciana*. Horizontalreihen: Entfaltungsstadien verschiedener Blätter

Blatt	Datum											
Nr.	27. V.	2. VI.	5. VI.	8. VI.	10. VI.	12. VI.	15. VI	17. VI.	19. VI.	22 VI.	24 VI.	26. VI.
1	[illegible]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	auf- [illegible]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	—	[illegible] Radius	ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	eingerollt	2/3 Radius	ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	auftauchend	2/5 Radius	fast ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—
6	—	Isolierung aus d. Knospe	—	auftauchend	in Aufrollung	3/5 Radius	ausgewachsen	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	auftauchend	in Aufrollung	3/4 Radius	fast ausgewachsen	—	—	—	—
8	—	—	—	—	—	auftauchend	in Aufrollung	3/5 Radius	fast ausgewachsen	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—	auftauchend	in Aufrollung	1/2 Radius	ausgewachsen	—	—
10	—	—	—	—	—	—	—	auftauchend	eingerollt	1/2 Radius	4/5 Radius	ausgewachsen
11	—	—	—	—	—	—	—	—	auftauchend	eingerollt	1/2 Radius	3/4 Radius
12	—	—	—		—	—	—	—		auftauchend	eingerollt	1/4 Radius
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	auftauchend	eingerollt
14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	auftauchend
15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—
17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

wicklung der Blätter 1—32. Vertikalreihen: Gleichzeitig vorhandene Entwick-
vom 27. Mai bis zum 29. Juli 1914.

Datum												
30. VI.	3. VII.	6. VII.	8. VII.	10. VII.	13. VII.	15. VII.	17. VII.	20. VII.	22. VII.	24. VII.	27. VII.	29. VII.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3/4 Radius	ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1/3 Radius	4/5 Radius	ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
aufgetaucht	1/2 Radius	4/5 Radius	fast ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—	—	—
auftauchend	in Aufrollung	1/2 Radius	2/3 Radius	fast ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—	—
—	aufgetaucht	1/3 Radius	3/5 Radius	4/5 Radius	ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—
—	auftauchend	eingerollt	1/3 Radius	2/3 Radius	fast ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	in Aufrollung	3/4 Radius	fast ausgewachsen	—	—	—	—	—	—

Tabelle I

Blatt	Datum											
Nr.	27. V.	2. VI.	5. VI.	8. VI.	10. VI.	12. VI.	15. VI.	17. VI.	19. VI.	22. VI.	24. VI.	26. VI.
20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

samtbild wird periodisch ein jedes Blatt durch das nächstfolgende ersetzt. Aus den Figuren und aus der Tabelle läßt sich ferner ablesen, daß der Entwicklungsgang eines Blattes vollständig abgebildet wird durch die Reihe von Formen, die die aufeinander folgenden Blätter gleichzeitig zeigen. Dies gilt auch für die zeitlichen Verhältnisse. Z. B. ist am 20. VII. Blatt *25* um 2,1 Tag, Blatt *24* um 4,2 Tag und Blatt *23* um 6,3 Tage weiter entwickelt als Blatt *26*. Das heißt, Blatt *25* steht am 20. VII. ungefähr auf der Entwicklungsstufe, die Blatt *26* am 22. VII. erreicht. Ebenso gleichen sich Blatt *24* am 20. VII. und Blatt *26* am 24. VII. usw. Für den charakteristischen Zeitabstand von 2,1 Tagen wollen wir mit Askenasy den Ausdruck „Plastochron" verwenden oder mit Westermaier den Ausdruck „Schritt".

(Fortsetzung).

Datum												
30. VI.	3. VII.	6. VII.	8. VII.	10. VII.	13. VII.	15. VII.	17. VII.	20. VII.	22. VII.	24. VII.	27. VII.	29. VII.
—	—	auftauchend	eingerollt	in Aufrollung	$^3/_5$ Radius	fast ausgewachsen	—	—	—	—	—	—
—	—	—	auftauchend	eingerollt	in Aufrollung	$^1/_2$ Radius	$^4/_5$ Radius	ausgewachsen	—	—	—	—
—	—	—	—	auftauchend	eingerollt	$^1/_5$ Radius	$^2/_3$ Radius	fast ausgewachsen	—	—	—	—
—	—	—	—	—	auftauchend	eingerollt	$^1/_5$ Radius	$^3/_4$ Radius	fast ausgewachsen	—	—	—
—	—	—	—	—	—	auftauchend	eingerollt	$^1/_3$ Radius	$^2/_3$ Radius	fast ausgewachsen	—	—
—	—	—	—	—	—	—	soeben aufgetaucht	in Aufrollung	$^2/_5$ Radius	$^2/_3$ Radius	fast ausgewachsen	—
—	—	—	—	—	—	—	—	soeben aufgetaucht	eingerollt	$^1/_3$ Radius	$^3/_4$ Radius	fast ausgewachsen
—	—	—	—	—	—	—	—	—	aufgetaucht	in Aufrollung	$^2/_3$ Radius	$^3/_4$ Radius
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	aufgetaucht	$^2/_5$ Radius	$^3/_5$ Radius
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	auftauchend	in Aufrollung	$^1/_2$ Radius
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	aufgetaucht	$^1/_5$ Radius
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	auftauchend	eingerollt
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	auftauchend

Das Aussehen einer Knospe wird stark beeinflußt durch die Zahl der Blätter, die gleichzeitig in Entfaltung begriffen sind. Unwillkürlich erhält man den Eindruck einer raschen Entwicklung, wo diese Zahl groß ist, und einer langsamen Entwicklung, wo sie klein ist. Ein Beispiel dafür gibt ein Exemplar von *Victoria regia* (Fig. 2 Mitte, Tabelle II, S. 24 u. 25). Die Entfaltungsdauer beträgt hier 6 Tage, das Plastochron 4,3 Tage. Die Blätter folgen einander in größeren Zeitabständen; zugleich entfaltet sich das einzelne Blatt rascher. Beides wirkt dahin zusammen, daß weniger Blätter gleichzeitig in Entfaltung begriffen sind. Wir können also aus dem Knospenbild wohl auf das Verhältnis zwischen Entfaltungsdauer und Plastochron schließen, aber nicht auf die absolute Größe derselben.

Tabelle II. Blattentfaltung von

Blatt Nr.	Datum 8. VI.	10. VI.	12. VI.	15. VI.	17. VI.	19. VI.	22. VI.	24. VI.	26. VI.	30. VI.
1	ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	1/3 Radius	fast ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	1/2 Radius	fast ausgewachsen	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	auftauchend	1/3 Radius	ausgewachsen	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	in Aufrollung	fast ausgewachsen	—	—
6	—	—	—	—	—	—	—	1/2 Radius	fast ausgewachsen	—
7	—	—	—	—	—	—	—	—	auftauchend	in Aufrollung
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Je weniger Blätter gleichzeitig in Entfaltung begriffen sind, desto schärfer tritt die Periodizität hervor, die eigentlich allen Knospen mit unbegrenztem Wachstum zukommt. Dies kann so weit gehen, daß auf einmal nur ein Blatt in Entfaltung ist und daß Perioden der Blattentfaltung und der Ruhe miteinander abwechseln. Als Beispiel diene *Artocarpus incisa* (Fig. 2 unten, Tabelle III, S. 26 u. 27). Im Ruhezustand (24. VI.) wird die Knospe von

Victoria regia. Vgl. Tabelle I, S. 20—23.

Datum											
3. VII.	6. VII.	8. VII.	10. VII.	13. VII.	15. VII.	17. VII.	20. VII.	22. VII.	24. VII.	27. VII.	29. VII.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4/5 Radius	ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	in Aufrollung	fast ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	auftauchend	1/3 Radius	ausgewachsen	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	in Ausbreitung	1/6 Radius	4/5 Radius	ausgewachsen	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	1/6 Radius	4/5 Radius	ausgewachsen	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	auftauchend	2/5 Radius	fast ausgewachsen	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	aufgetaucht	2/3 Radius	fast ausgewachsen
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	aufgetaucht	1/3 Radius

einem axillären Nebenblatt in Form einer kegelförmigen, ringsum geschlossenen Scheide umhüllt. Das Treiben beginnt damit, daß das junge Laubblatt die Spitze dieser Scheide durchstößt (6. VII.). Beim weiteren Wachstum sprengt es sie ganz und wirft sie ab. In der Achsel des treibenden Blattes steht bereits wieder eine fertige Knospe (10. VII.). Die Entfaltungsdauer ist 9 Tage, das Plastochron 20 Tage.

Tabelle III. Blattentfaltung von *Artocarpus*

Blatt Nr.	27. V.	2. VI.	5. VI.	8. VI.	10. VI.	12. VI.	15. VI.	17. VI.	19. VI.	22. VI.	24. VI.	26. VI.
1	ausgebreitet	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	eingeschlossen	in Ausbreitung	fast ausgebreitet	ausgebreitet	—	—	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	—	—	—	Spitze hervortretend	Isolierung	in Ausbreitung	fast ausgebreitet	ausgebreitet	—
4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Das Auftreten einer Ruheperiode bedeutet nur eine quantitative Verschiebung im Verhältnis zwischen Entfaltungsdauer und Plastochron. Dasselbe ist nämlich für

Victoria cruciana . . . 9 : 2,1 = 4,3,
„ *regia* . . . . 6 : 4,3 = 1,4,
Artocarpus incisa . . . 9 : 20 = 0,45.

Noch auffälliger ist die Ruheperiode bei der Polygonacee *Coccoloba grandifolia.* Im Ruhezustand zeigt die Pflanze ein recht sonderbares Aussehen; das oberste der Internodien trägt ein riesiges sitzendes Blatt, an dessen Basis man die kleine, halbkugelige Endknospe erst bei genauerem Zusehen auffindet. Beim Treiben bricht die Knospenhülle auf und entläßt ein stark gefaltetes, junges Laubblatt. Im Verlauf von 2—3 Wochen wächst dieses heran und wird zugleich auf dem sich rasch verlängernden Internodium emporgehoben. Dann herrscht wieder einen Monat lang Ruhe.

Bei dem Baumfarn *Alsophila excelsa* wurde ein starker Wechsel in der Dauer eines Schrittes beobachtet. Die reiche Gliederung des Wedels gibt Gelegenheit, verschiedene Entwicklungsstufen leicht zu unterscheiden. Es wurde bestimmt, in welchen Zeitabständen die Wedel Schulterhöhe und Höhe der ausgestreckten Hand erreichten, wann beim Aufrollen der Schnecke das erste und das fünfte Paar von Seitenfiedern frei wurden, und wann die Ausbreitung aller Blatteile abgeschlossen war. Für jedes Paar aufeinander folgender Blätter und für jede Ent-

incisa. Vgl. Tabelle I u. II, S. 20—25.

Datum												
30. VI.	3 VII.	6. VII.	8. VII.	10. VII.	13. VII.	15. VII.	17. VII.	20. VII.	22. VII.	24. VII.	27. VII.	29 VII.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	Spitze hervortretend	Isolierung	in Ausbreitung	fast ausgebreitet	ausgebreitet	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Spitze hervortretend	Isolierung

wicklungsstufe konnte so der Schritt gesondert gemessen werden. Es ergab sich:

Altersabstände zwischen den Blättern:	Beurteilt nach:				
	Schulterhöhe	Handhöhe	2 Fiederpaare	5 Fiederpaare	völlige Ausbreitung
I und II	—	—	12	11	8
II „ III	—	16	14	14	18
III „ IV	19	18	22	23	—
IV „ V	6	7	8	—	—
V „ VI	16	17	—	—	—
VI „ VII	8	—	—	—	—

Für ein und dasselbe Plastochron wurden etwas verschiedene Werte bestimmt. Die Ursache dafür kann sowohl in der mangelhaften Beobachtungsmethode als auch in der Ungleichheit der einzelnen Blätter und ihres Entwicklungsganges liegen. Die Mittelwerte der einzelnen Plastochrone sind:

10,3 15,5 20,5 7 16,5 8 Tage.

Das Plastochron ist in diesem Fall stark veränderlich[1]).

Tabelle IV (S. 28) soll einen Überblick geben über die Länge von Plastochron und Entfaltungsdauer. Die Angaben beruhen meist auf eigenen Beobachtungen; nur für einzelne Fälle fanden sich An-

1) Klein fand indirekt, daß auch das Plastochron für die Segmentierung der Farnscheitelzellen sehr unregelmäßig ist. A. a. O., S. 644.

Tabelle IV. Plastochron, Entfaltungsdauer und Entwicklungsdauer der Blätter einiger Pflanzen.

Name	Plastochron	Entfaltungs-dauer	Entwicklungs-dauer	Bemerkungen
Selaginella caesia . .	0,31 Tag	—	—	Einzelblätter bei nicht dekussierter Stellung.
Bambusa verticillata .	2,1; 2 Tage	—	—	Niederblätter.
Galium Mollugo . .	2 „	—	—	nach Askenasy, 1880.
Lathyrus latifolius .	2,1; 2,2 „	—	32; 30 Tage	ein Individuum, Gewächshaus, Sommer.
„ „ .	2,8; 3 „	—	30; 30 „	desgleichen.
„ „ .	2; 2,2; 2,3; 2,8; 3,4 „	—	—	ein Sproßsystem, Gewächshaus, Sommer.
„ „ .	2,2; 2,6; 2,75 „	—	20; —; 30 „	ein Sproßsystem, Gewächshaus, Winter.
„ „ .	3,5; 3,5 „	—	—	ein Individuum, Knospen etioliert.
Linaria Maroccana .	4 „	—	—	nach Leisering. Jahrbuch f. wiss. Bot., 1902, S. 446.
Victoria cruciana . .	2,1 „	15 Tage	—	9 Tage vom Auftauchen an.
„ *regia* . . .	2,6; 4,3 „	7; 6 „	—	vom Auftauchen an.
Selaginella caesia . .	4,5 „	—	—	Gabelung des Hauptsprosses.
Helianthus annuus .	11 / 5,6 „	—	—	dekussierte Stellung / Spiralstellung – eine Topfpflanze.
Xanthosoma Maximiliani	9 „	11 „	-	
Musa Cavendishii . .	10; 12 „	—; 7 „	—	Dauer des Aufrollens.
„ „ . .	1 Tag	—	—	Teilblütenstände nach d'Angremond. Flora, 1914.
Livistona chinensis .	13; 16 Tage	20; — „	—	Dauer der Ausbreitung des Fächers.
Alsophila excelsa . .	14 „	60 „	—	wechselt zwischen 7 und 20 Tagen.
Hemitelia calolepis .	22 „	35 „	—	wechselt zwischen 15 und 30 Tagen.
Agave attenuata . .	16 „	11 „	—	
Aloe plicatilis . . .	44 „	6 Monate	—	
Strelitzia augusta . .	2 Monate	1 Monat	—	
Coccoloba grandifolia	2 „	$^2/_3$ „	6 Monate	
Caryota urens . .	4 „	4 Monate	—	Ausbreitung $^1/_2$ Monat.
Pteris aquilina . .	1 Jahr	—	4 Jahre	nach Klein. Botan. Zeitung, 1884.

gaben in der Literatur. Die Dauer eines Schrittes schwankt zwischen $^1/_3$ Tag *(Selaginella caesia)* und 1 Jahr *(Pteris aquilina).* Dazwischen finden sich alle möglichen Werte. Daraus geht eine wichtige Tatsache mit aller wünschenswerten Deutlichkeit hervor: Die Knospenperiodizität fällt mit keinen äußeren periodischen Vorgängen zusammen, namentlich nicht mit der Tagesperiode.

Es ist anzunehmen, daß das Plastochron in gleicher Weise wie die Wachstumsgeschwindigkeit von der Temperatur und von anderen Wachstumsbedingungen abhängt. Die Angaben der Tabelle beziehen sich also nur auf bestimmte mittlere Außenbedingungen.

2. Lebendbeobachtung des Vegetationspunktes[1]).

Die Regelmäßigkeit, mit der die Blattentfaltung in Fällen ähnlich dem von *Victoria cruciana* abläuft, läßt vermuten, daß die Anlage der Blätter am Vegetationspunkt mit derselben Regelmäßigkeit vor sich geht. Der Beweis dafür läßt sich durch direkte Beobachtung erbringen.

Ich benutzte Topfpflanzen von *Lathyrus sativus.* Zum Präparieren wurden die Töpfe horizontal gelegt, so daß die Endknospe auf den Objekttisch des Präpariermikroskopes zu liegen kam. Schrittweise, an 2—3 aufeinander folgenden Tagen wurden die Nebenblätter entfernt, bis der Vegetationspunkt freigelegt war. Beobachtet wurde im auffallenden Licht, gezeichnet bei schwacher Vergrößerung (Objektiv 3) mit Zeichenokular. Während der Beobachtungszeit wurde schrittweise weiter präpariert.

Folgende Vorsichtsmaßregeln erwiesen sich als nötig und auch als ausreichend. Die Pflanzen wurden zum Schutze gegen das Verwelken unter Glasglocken gehalten. Sämtliche Seitenknospen, die sonst an Stelle der Endknospe ausgetrieben hätten, wurden entfernt. Unter diesen Umständen wächst die Endknospe trotz der Verwundung weiter. Die entfernten Teile werden nicht ersetzt; die unverwundeten entwickeln sich zu völlig normalen Organen.

Fig. 3 (S. 30) zeigt die beobachteten Veränderungen eines Vegetationspunktes und der jungen Blüten, die ihn umgaben. Die Zeichnungen der einzelnen Teile sind von den Originalzeichnungen

---

1) Vorläufige Mitteilung siehe Schüepp, 1913.

durchgepaust. Die Blattstellung ist alternierend zweizeilig; die Blüten stehen einzeln in den Blattachseln. In bezug auf die zeitlichen Verhältnisse dürfen wir bei der vielfachen Verwundung der ganzen Knospe keine allzu große Regelmäßigkeit erwarten. Immerhin finden wir folgendes:

Jeweils nach 2—3 Tagen schnürt der Vegetationspunkt eine neue Blatt- und Blütenanlage ab (am 19. VIII. und am 21./22. VIII). Die Altersdifferenz aufeinander folgender Sproßglieder ist also 2—3 Tage, und dieselbe Altersdifferenz können wir feststellen durch

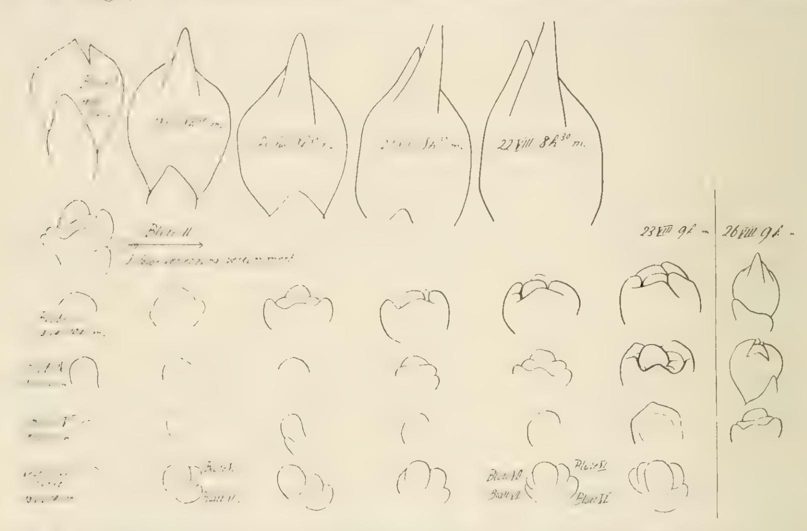


Fig. 3. Lebendbeobachtung eines Vegetationspunktes von *Lathyrus sativus* vom 18. bis 26. August 1913. Horizontalreihen: Entwicklungsstadien derselben Blüte (Blüte *II* infolge Verletzung verkümmert). Unterste Reihe: Vegetationspunkt, der zweimal ein Blatt und eine Blüte abgliedert. Vertikalreihen: Gleichzeitig vorhandene Zustände der verschiedenen Blüten. 30 : 1 (letzte Vertikalreihe mit unbestimmter Vergrößerung). Nach den Originalzeichnungen durchgepaust.

Vergleich der jungen Blüten. Diese passieren ein und dasselbe Entwicklungsstadium in Abständen von 2—3 Tagen; es gleichen sich z. B. Blüte *II* am 17./18. VIII., Blüte *III* am 20. VIII., Blüte *IV* am 22./23. VIII. und Blüte *V* am 26. VIII.

In einem anderen Fall wurde Blatt 9 am 5. VIII. angelegt und war am 30. VIII. ausgewachsen. Blatt 10 entstand am 7./8. VIII.

Auf Grund der Lebendbeobachtung des Vegetationspunktes im Verein mit den Beobachtungen über Knospenentfaltung dürfen wir uns wohl folgendes Bild vom Wachstum einer unbegrenzt

weiter treibenden Knospe machen[1]). Der Vegetationspunkt gliedert in regelmäßigen Zwischenräumen die Anlagen der aufeinander folgenden Sproßglieder ab. Diese machen nacheinander den gleichen Entwicklungsgang durch und zwar mit gleicher Geschwindigkeit. Die Altersdifferenz zweier Organe ist also gleich der Zeitdifferenz, in der sie dieselbe Entwicklungsstufe durchlaufen, entfaltet werden und den ausgewachsenen Zustand erreichen. Wir haben diese charakteristische Zeitdifferenz schon früher als Plastochron oder Schritt bezeichnet.

3. Methoden zur Untersuchung des Formwechsels am Vegetationspunkt.

Die Lebendbeobachtung ist für exakte Untersuchung nicht geeignet; es sind indirekte Methoden nötig, die sie ersetzen. Da der Vegetationspunkt in beständiger Veränderung begriffen ist, genügt es nicht, ihn durch ein einziges Bild darzustellen; dies kann nur durch eine Bilderreihe geschehen. Da es sich ferner um wachsende Gebilde handelt, sollen auch diese Bilder wachsen derart, daß sie immer ein und dieselbe Zellengruppe mit ihren Nachkommen umfassen, so wie sie sich zu verschiedenen Zeiten darstellt.

Fig. 4 (S. 32) zeigt eine Darstellung des Vegetationspunktes von *Lathyrus latifolius* mit seiner nächsten Umgebung für die Zeiten t, $t + 1$ Plastochron und $t + 2$ Plastochron. Im optischen Längsschnitt sind dargestellt: Vegetationspunkt, Mittelrippen und Ranken der Blätter, Achselsprosse, Grenze des Marks (punktiert), durch zartere Umrißlinien die Ansicht je einer Blattfieder. Durch Schraffur hervorgehoben ist der Vegetationspunkt zur Zeit t und die Gebilde, die daraus hervorgegangen sind zur Zeit $(t + 1)$ und $(t + 2)$ Plastochron. Die drei Figuren wurden einer einzigen Längsansicht entnommen auf Grund folgender Überlegung[2]).

Der Vegetationspunkt, das anlagenfreie Achsenende, zur Zeit t sei bezeichnet mit V_t. Nach einem Plastochron ist daraus entstanden ein Vegetationspunkt V_{t+1} und eine Sproßgliedanlage S'. Die Fortsetzung dieser Überlegung führt zu folgender Übersicht:

---

1) Man vergleiche auch unten Fig. 4, S. 32.

2) Westermaier, 1881.

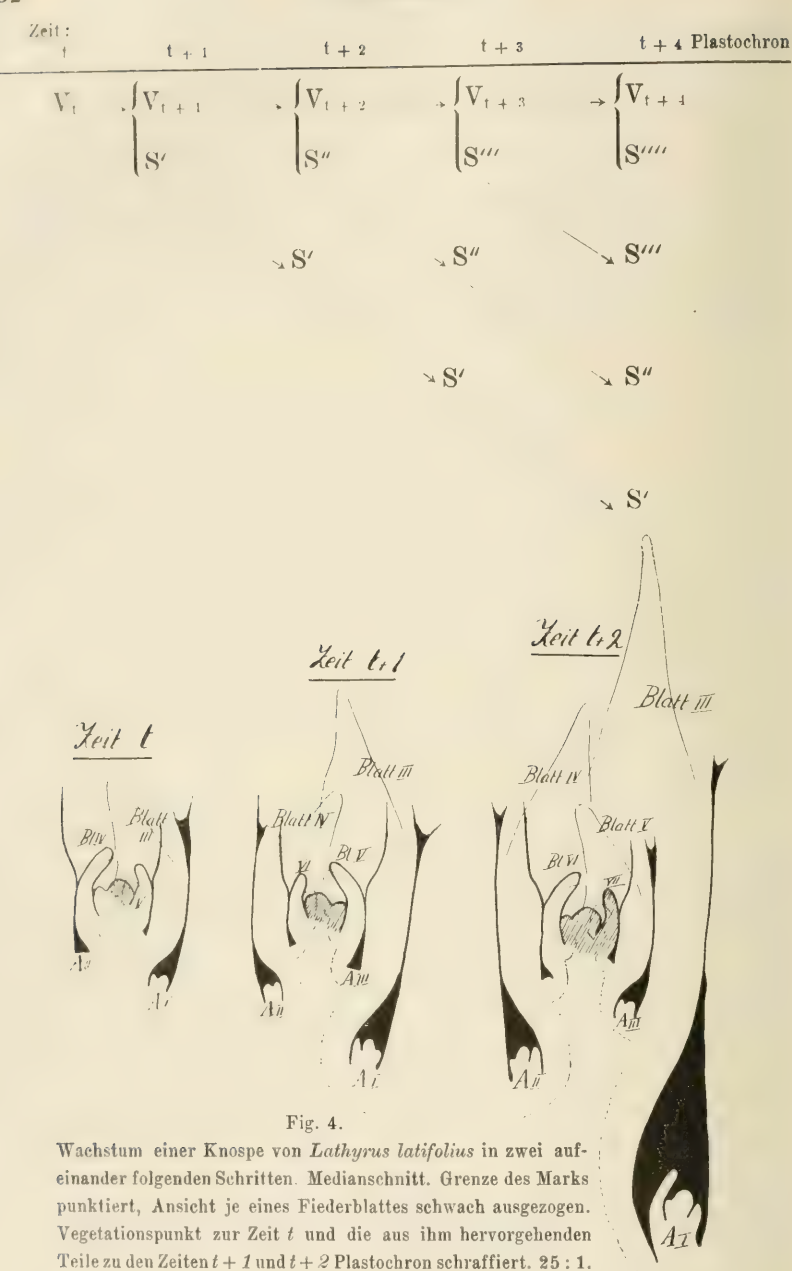


Fig. 4.

Wachstum einer Knospe von *Lathyrus latifolius* in zwei aufeinander folgenden Schritten. Medianschnitt. Grenze des Marks punktiert, Ansicht je eines Fiederblattes schwach ausgezogen. Vegetationspunkt zur Zeit *t* und die aus ihm hervorgehenden Teile zu den Zeiten *t + 1* und *t + 2* Plastochron schraffiert. 25 : 1.

Es liegt eine unbegrenzt in gleicher Weise fortwachsende Knospe vor; der Vegetationspunkt erhält von Schritt zu Schritt

wieder gleiche Form und Größe. Es ist $V_t = V_{t+1} = V_{t+2} = V_{t+3} = V_{t+4}$. Ebenso durchlaufen die Sproßglieder in Abständen eines Plastochrons die gleichen Entwicklungsstadien. Es ist also $S'_{t+1} = S''_{t+2} = S'''_{t+3} = S''''_{t+4}$ und $S'_{t+2} = S''_{t+3} = S'''_{t+4}$ und so weiter. Das heißt, die Bilder eines und desselben Zellkomplexes zu den Zeiten t, t + 1, t + 2 und so weiter unterscheiden sich nicht in der Form, sondern nur im Umfang; sie können derselben Zeichnung entnommen werden, wenn man nur von Bild zu Bild ein neues Sproßglied hinzufügt.

Die Bilder der aufeinander folgenden Entwicklungsstadien sollen aber auch in der gleichen Orientierung erscheinen. Dies ist leicht zu erreichen bei zweizeiliger Blattstellung, wie sie *Lathyrus latifolius* aufweist. Liegt S′ rechts vom Beobachter, so liegt S″ links. Das Bild von V und S′ zur Zeit t + 1 ist mit dem Bilde von V und S″ zur Zeit t + 2 nicht kongruent, sondern symmetrisch dazu. Man erhält in der Bilderreihe überall dieselbe Orientierung, wenn man jedes zweite Bild durch sein Spiegelbild ersetzt.

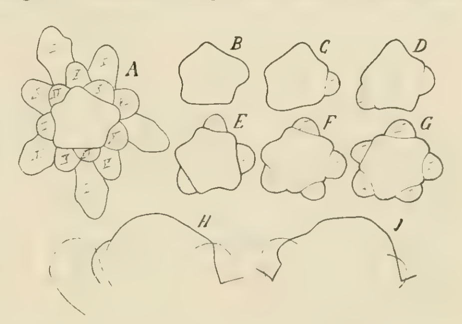


Fig. 5. Vegetationspunkt des Blütenstandes von *Capsella bursa pastoris*. *A* = Scheitelansicht. 50 : 1. *B* bis *G* = Wachstum des Vegetationspunktes in fünf aufeinander folgenden Schritten. 50 : 1. *H* und *J* = Optische Längsschnitte des Vegetationspunktes. 100 : 1.

Als zweites Beispiel diene die Scheitelansicht eines Vegetationspunktes von *Capsella bursa pastoris* (Fig. 5 *A*). Die jungen Blütenanlagen umgeben denselben in Spiralstellung mit einer Divergenz von 137°. Ausgehend von dem anlagefreien Achsenende (Fig. 5 *B*), erhält man eine Reihe von Entwicklungsstadien desselben Zellkomplexes durch sukzessives Hinzufügen einer Blütenanlage (Fig. 5 *B* bis *G*). Auch hier ist für gleiche Orientierung der Einzelfiguren zu sorgen. In Fig. *B* schickt sich der Vegetationspunkt an, auf der rechten Seite eine Blüte *I* abzugliedern. Später kommen die Blüten *II* bis *V* hinzu; aber die älteste der betrachteten Blüten *(I)* soll immer rechts liegen. Die richtige Orientierung wird erreicht, indem die Figur zugleich mit dem Hinzufügen eines Sproßgliedes um den Divergenzwinkel (137°) gedreht wird.

Damit ist zugleich die Regel angegeben, die für alle Fälle gilt. Richtige Orientierung der Teilfiguren ist möglich für alle Scheitelansichten, aber nur für bestimmte Fälle von Längsansichten. Der Fall der zweizeiligen Blattstellung ist schon erledigt; für alternierende dreizählige Quirle gilt dasselbe Verfahren, weil jedem Blatt ein Blatt des folgenden Quirls gerade gegenüber liegt. Auf die Konstruktion für dekussierte Blattstellung werde ich bald zurückkommen. Längsansichten von Knospen mit Spiralstellung lassen sich nach der hier angegebenen Methode nicht verwerten.

Die geschilderte Methode gibt Auskunft über die Veränderungen, die im Verlaufe eines ganzen Plastochrons vor sich gegangen sind. In vielen Fällen wird man aber eine kleinere Zeiteinheit wünschen. Auch solche Konstruktionen sind möglich auf Grund folgender Überlegung[1]).

Die periodischen Veränderungen des Vegetationspunktes verlaufen nicht parallel mit der Tagesperiode. Fixiert man gleichzeitig eine größere Zahl gleichartiger Knospen desselben Individuums, so wird man den Vegetationspunkt in ebensoviel verschiedenen Stadien seiner periodischen Veränderung antreffen; ganz so wie man bei Betrachtung der ganzen Knospe die verschiedensten Entfaltungsstadien vorfindet. Untersucht man n Knospen, so repräsentieren diese den Zustand einer und derselben Knospe zu den Zeiten t, $t + {}^1/n$, $t + {}^2/n$, ... $t + 1$ Plastochron.

Fig. 6 zeigt die Anwendung des Prinzips auf 14 Knospen von *Lathyrus latifolius*. Zu jeder Zeichnung wurde ein Spiegelbild angefertigt, so daß 28 Zeichnungen vorlagen. Innerhalb eines Plastochrons entsteht aus einem Vegetationspunkt sein Spiegelbild, innerhalb des zweiten Plastochrons wieder die Ausgangsform. Die 28 Bilder verteilen sich also auf zwei Plastochrone. Zum Ordnen der Zeichnungen in eine Entwicklungsreihe dienen am besten die jungen Blätter. Um das Wachstum deutlich zu machen, beschränkt man den Umfang der beliebig herausgegriffenen Ausgangsfigur, z. B. auf Vegetationspunkt und zwei Blattanlagen. Die 15. Figur ist dann symmetrisch zur ersten und zeigt eine dritte Anlage, die inzwischen hinzugetreten ist.

Eine genaue Betrachtung von Fig. 6 gibt uns zugleich eine gute Kontrolle der Voraussetzungen, die wir bei ihrer Konstruktion gemacht haben. Die jungen Blätter zeigen ein ganz

1) Schüepp, 1914.

allmähliches Fortschreiten der Differenzierung; daneben findet sich aber eine Variabilität in Form und Größe der Blätter, die sich nicht auf das verschiedene Alter derselben zurückführen läßt. Ebenso ergeben sich in einzelnen Fällen Zweifel über die Reihenfolge der Figuren, indem nach dem jüngsten Blatt eine andere Anordnung gewählt werden sollte, als nach dem zweitjüngsten. Es besteht eben eine doppelte Variabilität. Es variiert einerseits Form und Größe der Organe in entsprechenden Entwicklungsstadien, andererseits auch die Dauer der Entwicklungsvorgänge.



Fig. 6. Formwechsel des Vegetationspunktes von *Lathyrus latifolius* während eines Schrittes. Optischer Längsschnitt. Ansicht von Fiederblatt und Nebenblatt schwach ausgezogen. Ein innerer Teil von Figur *15* ist das Spiegelbild von Figur *1*. 50 : 1.

Im vorliegenden Fall ist aber diese Variabilität so geringfügig, daß sie den Wert der Konstruktion nur wenig beeinflussen kann.

Etwas schwieriger gestaltet sich die Konstruktion für die Längsansicht bei dekussierter Blattstellung. Als Beispiel behandle ich *Mesembryanthemum Lehmannii*, eine Pflanze mit ausgeprägt stoßweiser Knospenentwicklung. Fig. 7 *A* bis *F* (S. 36) zeigt den

Entfaltungsvorgang an einer Reihe zufällig herausgegriffener Knospen. Das Blattpaar *I* liegt links und rechts. Im ersten Plastochron schieben sich daraus die Blätter *II* hervor, die vorn und hinten liegen (*A* bis *C*). Im zweiten Plastochron erscheinen die Blätter *III* wieder links und rechts (*D* bis *F*). Die Vorgänge im zweiten Plastochron sind dieselben wie im ersten, nur in anderer Orientierung

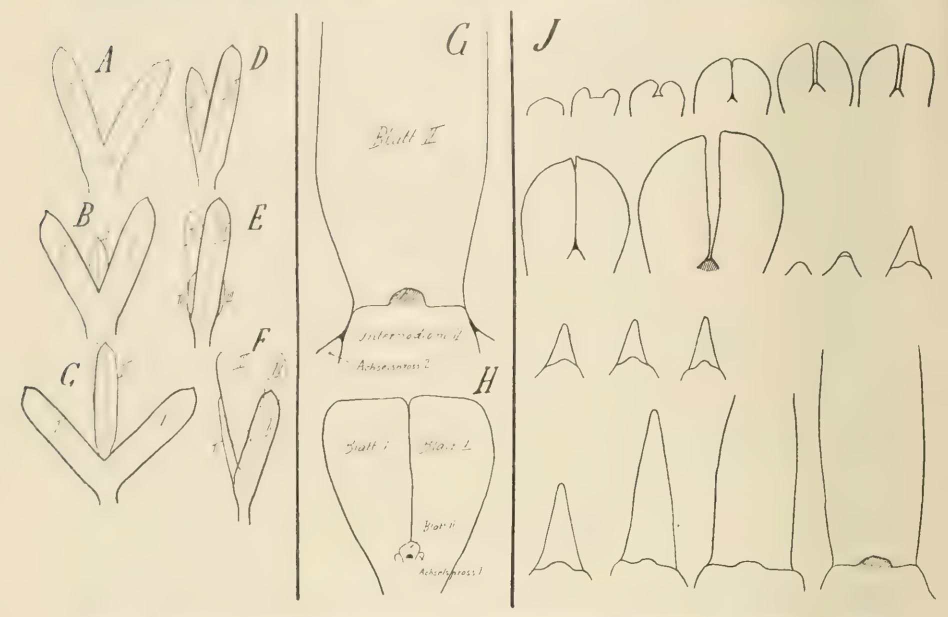


Fig. 7. *A* bis *F* Blattentfaltung von *Mesembryanthemum Lehmannii*. *A* bis *C* erster Schritt, *D* bis *F* zweiter Schritt, zugleich zweite Längsansicht der Stadien *A* bis *C*. 1 : 1. *G* = *Mesembryanthemum Lehmannii*. Detail aus Figur *A*. Zwischen den Achselsprossen des Blattpaares *I* erhebt sich ein Podium, das vorn und hinten die Blätter *II* trägt. In der Mitte (schraffiert) der Vegetationspunkt. 25 : 1. — *H* = *Mesembryanthemum obconellum*. Stadium entsprechend Figur *A* und *G*. Achselsprosse *I* fast soweit entwickelt, wie der Hauptsproß dazwischen. Vegetationspunkt des Hauptsprosses schwarz ausgefüllt. — *J* = *Mesembryanthemum Lehmannii*. Formwechsel des Vegetationspunktes während zwei aufeinander folgender Schritte. Am Schluß des ersten Schrittes wird nur der schraffierte Teil weiter verfolgt. Im ersten Schritt werden links und rechts zwei Blätter angelegt, im zweiten Schritt vorn und hinten. 25 : 1.

gesehen. Man kann darum auch die Figuren *A* und *D*, *B* und *E*, *C* und *F* als verschieden orientierte Ansichten derselben Knospen auffassen.

Um auch vom Vegetationspunkt sämtliche Stadien in den beiden zueinander senkrechten Ansichten zu erhalten, schlug ich folgenden

Weg ein. 18 Knospen wurden ohne Auswahl von demselben Strauch abgeschnitten und nach dem Zustand des sich entfaltenden Blattpaares in eine Entwicklungsreihe geordnet. Dann wurden Längsschnitte angefertigt von Knospe 1, 3, 5, 7 . . . . . 17 parallel zu dem sich entfaltenden Blattpaar, von Knospe 2, 4, 6 . . . . . 18 senkrecht dazu. Das Resultat ist in Fig. 7 *G* und *J* niedergelegt. Figur *G* zeigt dasselbe Entwicklungsstadium wie *A* in gleicher Orientierung, aber stärker vergrößert. Der Vegetationspunkt mit Einschluß des Sproßgliedes III, das noch nicht differenziert ist, ist schraffiert. Nur der schraffierte Teil ist weiter verfolgt in Figur *J*. Am Schluß des ersten Plastochrons ist wieder nur der schraffierte Teil weiter gezeichnet. Die letzte Zeichnung von Figur *J* schließt wieder an Figur *G* an. Der Entwicklungszyklus ist damit geschlossen.

4. Allgemeiner Charakter des Formwechsels am Vegetationspunkt.

Als Typus eines Vegetationspunktes sei der von *Lathyrus latifolius* angenommen. Fig. 6 zeigt den Formwechsel in der Blattstellungsebene, Fig. 8 den Formwechsel in der Ebene senkrecht dazu mit der Entstehung der Nebenblätter sowie zwei verschiedene Stadien der Scheitelansicht.

Als erster Hauptpunkt ist hervorzuheben, daß der Vegetationspunkt mit seiner ganzen Umgebung in ununterbrochener, gleichmäßig fortschreitender Veränderung begriffen ist. Die Periodizität in der Blattbildung beruht nicht etwa auf einem Wechsel von Wachstums- und Ruheperioden. Würde der Vegetationspunkt längere Zeit auf demselben Stadium verharren, so müßte dieses Stadium auch be-

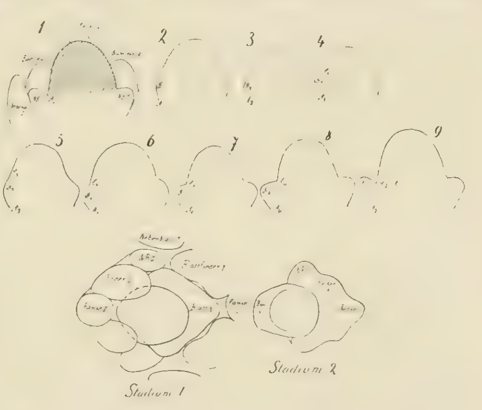


Fig. 8. Formwechsel des Vegetationspunktes von *Lathyrus latifolius*. *1* = Längsansicht, Blätter vorn und hinten, Nebenblätter links und rechts. *2—9* = Formwechsel des schraffierten Teiles von *1* während eines Schrittes. Scheitelansichten: *Stadium 1* zeigt das jüngste Blatt rechts, bei *Stadium 2* ist ein neues Blatt links hinzugetreten. 50 : 1.

sonders häufig in den Präparaten erscheinen, davon ist aber nichts zu bemerken.

Es ist auch ganz unmöglich, einen bestimmten Zeitpunkt anzugeben, in welchem die Bildung eines jungen Sproßgliedes beginnt. Es ist vollkommen willkürlich, ob man die Bildung einer scharf geschnittenen Furche zwischen jungem Blatt und Vegetationspunkt als entscheidend ansieht (Stadium *14*, Fig. 6), oder die erste Andeutung einer Einsenkung zwischen beiden (Stadium *9*) oder das Auftreten einer stärkeren Krümmung am Orte der späteren Blattspitze (Stadium *4*). Genau dasselbe gilt für die Entstehung der Nebenblätter (Fig. 8, Stadium *7*, *4* und *2*) oder für die einzelnen Teile des Blattes (Fig. 6, Fig. 8 Scheitelansicht). Es ist aber auch ganz nebensächlich, wie wir diese Wahl treffen. Wichtig ist dagegen die positive Erkenntnis, daß sich das junge Blatt ganz allmählich aus dem Vegetationspunkt herausdifferenziert und daß wir seine Entstehung im Zusammenhang mit der Veränderung des gesamten Vegetationspunktes verfolgen müssen.

Das Schema S. 40 zeigt, daß sich der Vegetationspunkt im Verlaufe eines Plastochrons teilt in ein junges Sproßglied und in einen regenerierenden Teil des Vegetationspunktes, der dem Ausgangsgebilde gleich ist; ein Teil wird wieder gleich dem Ganzen. An Hand der Figuren soll geschildert werden, in welcher Art diese Teilung vor sich geht. Fig. 6 Stadium *1* zeigt das freie Achsenende als einen parabolischen Körper mit breiter Basis. Während die Basis fast unverändert bleibt, schwillt der Spitzenteil stark an (Stadium *2—6*). Er bereitet sich auf die Teilung vor durch eine Abplattung; an Stelle der einen Scheitelwölbung treten zwei Punkte mit stärkerer Krümmung; der eine wird zur Blattspitze, der andere zur Spitze des neuen Vegetationspunktes (Stadium *4—8*). Während die beiden Punkte weiter auseinander rücken, geht die Abplattung in eine Einsenkung über (Stadium *8—13*). Aus dieser Einsenkung bildet sich die Grenzfurche zwischen Blatt und Rest des Vegetationspunktes; dieser Rest ist unterdessen dem Vegetationspunkt gleich geworden, von dem wir ausgegangen sind (Stadium *10—15*). Analoge Verhältnisse zeigt die zweite Längsansicht in Fig. 8. Die Anschwellung beschränkt sich hier auf den unteren Teil des Vegetationspunktes (Stadium *1—3* bei *B*). Oberhalb der Nebenblattspitzen erscheint eine Abplattung (Stadium *3* bei *C*), aus der eine Vertiefung und schließlich die Grenzfurche zwischen Nebenblatt und Vegetations-

punkt hervorgeht (Stadium *4—7*). Die Scheitelansicht zeigt den bogenförmigen Verlauf der Grenzfurche zwischen Vegetationspunkt und jüngstem Blatt; die Furche liegt am tiefsten an der Stelle der Nebenblätter, am höchsten vor der Blattmitte.

Die Gliederung der Blattanlage in Nebenblätter, Fiederblätter und Ranke schließt sich unmittelbar an ihre Entstehung an. Gleich nach dem Hervorwölben des „Blattwalles" verläuft die Kammlinie desselben in einer einzigen ziemlich gleichmäßigen Krümmung (Scheitelansicht, Stadium *2*, Blatt *IV*). Bald hebt sich aber die Blattspitze heraus (Stadium *1*, Blatt *III*) und der ganze Kamm erhält die Form einer Wellenlinie (Stadium *2*, Blatt *III*). Die Wellentäler entwickeln sich zu Grenzfurchen zwischen den Blattteilen. Die ganze Entwicklung läßt sich auch in der Seitenansicht verfolgen. Der Kamm des Blattwalls wird sichtbar in Fig. 6 Stadium *6* und *7* beim jüngsten Blatt rechts. Stadium *8—11* zeigen die Bildung der Wellenlinie, Stadium *12—15* diejenige der Grenzfurchen.

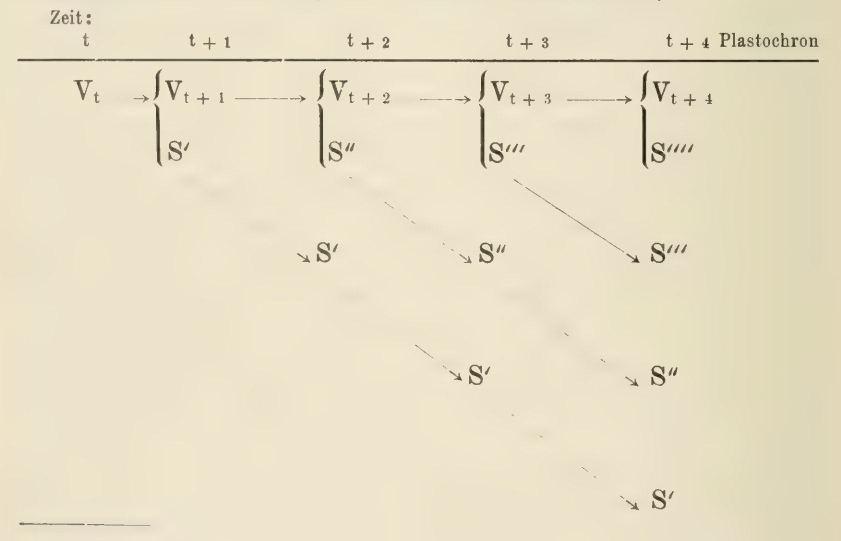
Auch die Achselsprosse entstehen so nahe am Sproßscheitel, daß wir sie hier mitbetrachten müssen. In Fig. 6 Stadium *1* ist das jüngste Blatt rechts vom Vegetationspunkt durch eine weit offene, stumpfwinkelige Furche geschieden. Diese schließt sich allmählich bis zum ausgedehnten Kontakt von Blatt und Achsenende (Stadium *2—15*). Die vollständige Berührung bleibt aber nur kurze Zeit erhalten (Stadium *1—10* links); sie löst sich zunächst an der Basis, indem durch eine Knickung ein kleines Stück vom darüberliegenden Blatt abgetrennt wird (Stadium *11—15* links). Dieses wird zum Achselsproß.

Man wird fragen, was die Beschreibung aller dieser Einzelheiten für einen Wert hat. Derselbe liegt zunächst darin, daß sie, soweit meine Erfahrung reicht, wirklich typisch sind und in immer wechselnder Abstufung und Verbindung an allen Sproßvegetationspunkten höherer Pflanzen wiederkehren. Es ist überall ein beständiges Fortschreiten in der Gliederung der Umrißlinien und der ganzen Oberfläche. Es scheint, daß ein Sproßvegetationspunkt und ein Blattvegetationspunkt, solange sie ihren meristematischen Charakter bewahren, nicht wachsen können, ohne beständig ihre Form zu verändern und sich beständig zu teilen.

Ich habe bei der Beschreibung Vorgänge zusammengefaßt, die man gewöhnlich getrennt betrachtet, nämlich Wachstum des Vegetationspunktes, Blattbildung an seiner Basis, Verzweigung der Blattanlagen, Entstehung von Seitensprossen in den Blattachseln.

Es wäre denkbar, daß diese Vorgänge tatsächlich verschiedener Art sind und bloß ineinander greifen, weil sie räumlich und zeitlich so nahe zusammengedrängt sind; dann hätte ihre Zusammenfassung wenig Wert. Es kann aber auch sein, daß diese Teilvorgänge auf derselben allgemeinen Ursache beruhen. Man denke zum Beispiel daran, daß die zahlreichen einzelnen Faltenbildungen in einem Kettengebirge auf Kräfte zurückzuführen sind, die auf den ganzen Schichtenkomplex gleichzeitig eingewirkt haben.

Wir müssen die Entscheidung dieser allgemeinen Frage verschieben, bis noch andere Tatsachengebiete betrachtet sind, und betrachten zunächst noch ein einfaches physikalisches Abbild der Vorgänge am Vegetationspunkt. An einem undichten Wasserhahn lösen sich periodisch Wassertropfen los. Unmittelbar nach dem Fallen des Tropfens finden wir an der Mündung eine flache Wasserkuppe („Vegetationspunkt"). Diese schwillt an durch langsamen, gleichmäßigen Zufluß aus der Leitung; ihre Form ist bestimmt durch das Zusammenwirken von Oberflächenspannung, die den Tropfen zu verkleinern sucht, und von seinem Gewicht, das ihn dehnen und von der Mündung abreißen will. Bei weiterem Wachstum wird schließlich das Gewicht zu groß; der untere Teil des Tropfens reißt ab („Sproßglied"), der obere kehrt rasch zur Ausgangsform zurück („regenerierender Teil des Vegetationspunktes"). Der zeitliche Verlauf folgt also wieder dem Schema[1]):



1) Siehe oben S. 32.

Um Mißverständnisse auszuschließen, bemerke ich sogleich, daß nur eine äußerliche formale Ähnlichkeit vorliegt. Der Vegetationspunkt wächst durch Intussuszeption, der hängende Wassertropfen durch Apposition; beim Vegetationspunkt differenzieren sich Sproßglieder, vom Wasserhahn lösen sich Teiltropfen los. Es werden also auch die wirksamen Einzelfaktoren in beiden Fällen verschiedene sein.

Aber auch eine bloß formale Ähnlichkeit[1]) ist schon wichtig. Der hängende Tropfen gibt uns ein Abbild von den periodischen Eigenschaften des Vegetationspunktes; wir sehen daraus, daß diese durch ein Zusammenwirken verschiedener Kräfte in einfacher Weise hervorgebracht werden können. Für den hängenden Tropfen kennen wir diese Kräfte, es sind die Oberflächenspannung und das Gewicht. Bei seinem Wachstum überschreitet der Tropfen das kritische Gewicht, das von der Oberflächenspannung gerade noch getragen werden kann; die Reaktion auf diese Gleichgewichtsstörung schießt über das Ziel hinaus, es fällt ein größerer Tropfen ab und es vergeht einige Zeit, bis das kritische Gewicht neuerdings erreicht wird. Zwei beständig wirksame Kräfte, Oberflächenspannung und Gewicht, erzeugen aus dem gleichmäßigen Wachstum des hängenden Tropfens eine periodische Formveränderung und Gliederung.

Im Hinblick auf die formale Übereinstimmung der betrachteten Vorgänge wird man die folgenden allgemeinen Vorstellungen als zulässige Arbeitshypothese anerkennen müssen. Der Vegetationspunkt unbeschränkt fortwachsender Sprosse zeigt eine periodische Selbstdifferenzierung[2]). Seine Periodizität beruht nicht auf einem periodischen Wechsel der Außenbedingungen und auch nicht auf einem periodischen Wechsel in der korrelativen Beeinflussung durch die übrigen Teile der Pflanze. An jedem Vegetationspunkt entsteht die Gliederung des Pflanzenkörpers aufs neue aus einer ungegliederten Meristemmasse (epigenetische Auffassung)[3]); es wird nicht bloß eine unsichtbare Mannigfaltigkeit von latenten Anlagen in eine sichtbare Mannigfaltigkeit von Organen übergeführt (neoevolutionistische Auffassung)[3]).

---

1) Die Ähnlichkeit der Vorgänge am Vegetationspunkt mit der Bildung von künstlichen Hexenringen ist so entfernt, daß sie hier nicht in Betracht gezogen werden muß.

2) „Primäre“ Differenzierung nach Munk, 1914.

3) Vergleiche Herbst 1914, S. 587.

Welches die Kräfte sind, die die Gliederung des Vegetationspunktes bewirken, wissen wir vorderhand nicht; über diesen Punkt kann uns auch das physikalische Gleichnis keine Auskunft mehr geben.

5. Verschiedene Typen von Knospen und Vegetationspunkten.

Bei der Lebendbeobachtung der Knospenentfaltung unterschieden wir Knospen, bei denen gleichzeitig viele Blätter in Entfaltung begriffen sind *(Victoria cruciana)*, und Knospen, bei denen nur wenig Blätter gleichzeitig in Entfaltung stehen *(Artocarpus incisa)*. Wenn wir die Untersuchung bis zum Vegetationspunkt ausdehnen, gelangen wir zu einer entsprechenden Einteilung nach der Gesamtzahl der Sproßglieder, die gleichzeitig in Wachstum und Entwicklung begriffen sind. Die folgende kleine Übersicht mag zeigen, wie groß die Verschiedenheit in dieser Hinsicht ist.

Pflanze	Zahl der gleichzeitig in Entwicklung begriffenen Sproßglieder	
Capsella bursa pastoris[1]	90	Stellung (3 + 5), bis zur offenen Blüte.
Elodea canadensis[2]	40—50	Askenasy, 1880.
Myriophyllum verticillatum	25—30	„ „
Hippuris vulgaris	20—25	„ „
Lathyrus latifolius	20	
Linaria spuria	20	Spiralstellung } Vöchting, 1903.
	8	Quirlstellung }
Aristolochia Sipho	8—10	Askenasy, 1880.
Gallium Mollugo	8—10	„ „
Ficus elastica	9	
Chara strigosa	9	Nonweiler, 1907.
Nitella flexilis	7—8	Askenasy, 1880.
Coccoloba grandifolia	3	
Anabasis aretioides	2	Hauri, 1911.
Mesembryanthemum Lehmannii	2—3	
Mes. obconellum	1—2	
Mes. pseudotruncatellum	1—2	

Die aufeinander folgenden Sproßglieder weisen Altersunterschiede von je einem Plastochron auf; die angeführten Zahlen

1) Internodien + Blüten.

2) Internodien + Blattquirle.

geben also die Entwicklungsdauer der Sproßglieder an mit dem Plastochron als Zeiteinheit, also mit unter sich sehr verschiedenen Einheiten. Das stört uns hier nicht, weil für den morphologischen Charakter einer Knospe nur das Verhältnis zwischen Entwicklungsdauer und Plastochron in Frage kommt.

Zur raschen Verständigung bezeichne ich zwei extreme und einen mittleren Typus als *Elodea*-Typus, *Lathyrus*-Typus und *Mesembryanthemum*-Typus. Beim *Elodea*-Typus findet sich ein ganz allmählicher Übergang von den ausgewachsenen Sproßgliedern bis zu den jüngsten Anlagen. Daraus entsteht der Eindruck einer ganz besonders großen Gesetzmäßigkeit im Wachstum dieser Knospen (Fig. 1, S. 17). Bei *Lathyrus* erfolgt dieser Übergang in kleinen Sprüngen, bei *Mesembryanthemum* in sehr großen Sprüngen (Fig. 7 *A G* und *H*, S. 36). Wir erhalten dabei leicht den Eindruck einer stoßweisen Entwicklung.

Den verschiedenen Typen von Knospen entsprechen verschiedene Typen von Vegetationspunkten.

Der lange, schlanke Vegetationskegel von *Elodea densa* ragt hoch über die jüngsten Sproßglieder hinaus (Fig. 1, S. 17); seine Masse ist etwa das Zehnfache von der Masse des jüngsten Sproßgliedes. In einem Schritte wächst er durch Intussuszeption um $^1/_{10}$ seiner Größe (Fig. 9 *A B*, schraffierte Teile, S. 44) und verliert an der Basis $^1/_{10}$ seiner Substanz als jüngstes Sproßglied. Die Scheitelkuppe von *Capsella bursa pastoris* ist viel niedriger; ihre Oberfläche ist, wie die beiden Längsansichten Fig. 5 *H* und *J* (S. 33) beweisen, in beständiger komplizierter Bewegung begriffen; der höchste Punkt liegt nicht in der Verlängerung der Sproßachse und wechselt seinen Ort fortwährend. Die Gesetzmäßigkeit des ganzen Formwechsels geht aus der Scheitelansicht hervor (Fig. 5 *B* bis *G*). Ihr Zentrum hat die Gestalt eines ungleichseitigen Fünfecks; die fünf ungleichen Ecken entsprechen fünf verschiedenen Anfangsstadien junger Blüten. In jedem Schritt wird durch Bildung einer Grenzfurche eine Anlage abgeschnürt und gleichzeitig entsteht am Vegetationspunkt eine neue Ecke. Das Teilverhältnis ist dabei ein ähnliches wie bei *Elodea*, schätzungsweise auch 9 : 1.

Bei *Hippuris vulgaris* ist das Teilungsverhältnis nach dem bekannten Bild von Strasburger noch etwa 3 : 1. Bei *Lathyrus latifolius* haben Vegetationspunkt und Sproßgliedanlage etwa gleiches Volumen.

Im Knospenquerschnitt von *Ficus elastica* (Fig. 9 *H*) finden sich die dicken Blattstiele in spiraliger Anordnung. Innerhalb jedes Blattstieles folgt das geschlossene axilläre Nebenblatt, das den Rest der Knospe in Form eines spitzigen Hohlkegels umschließt. Der äußerst flache Vegetationspunkt hat die Form eines unregelmäßigen Dreiecks mit stark gerundeten Ecken; die Zellanordnung ist exzentrisch (Fig. 9 *E*). Bei *I* ist das jüngste Blatt bereits durch eine schwache Erhebung angedeutet. Fig. 9 *F* und *G* zeigen das Wachstum des Vegetationspunktes. Blatt und axilläres Nebenblatt sind

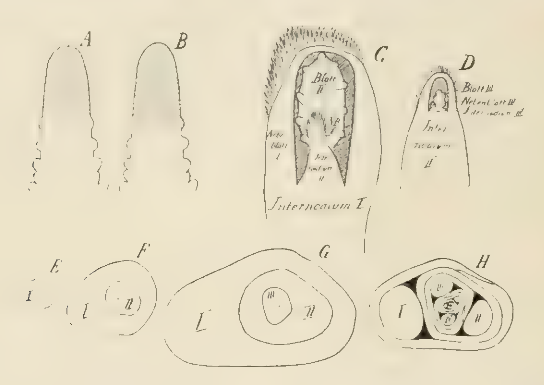


Fig. 9. *A* und *B* = Vegetationspunkt von *Elodea densa*. Der schraffierte Teil in *A* wird während eines Schrittes zum schraffierten Teil in *B*. 50 : 1. — *C* und *D* = Knospe von *Coccoloba grandifolia*. Das Internodium *I* ist ausgewachsen und trägt an der Basis des sitzenden Blattes die Endknospe. Diese ist in *A* geöffnet und zeigt in einer Hohlkuppel, die vom Nebenblatt *I* gebildet wird, Internodium, Blatt und Nebenblatt *II*. In Fig. *D* die Hohlkuppel von Nebenblatt *II* geöffnet, um Blatt und Nebenblatt *III* zu zeigen. — *E* = Vegetationspunkt von *Ficus elastica*. Bei *I* schwache Emporwölbung des jüngsten Blattes. Die Radiallinien deuten die exzentrische Zellanordnung an. — *F* und *G* = Wachstum des Vegetationspunktes in zwei aufeinander folgenden Schritten. Die Nummern der Blätter sind am Orte der Mittelnerven eingetragen. 25 : 1. — *H* = Knospenquerschnitt, die Blattstiele sind umhüllt von den axillären Nebenblättern, die Form der letzteren entspricht dem Umriß des Vegetationspunktes.

an der Basis miteinander vereinigt. Das Teilungsverhältnis Vegetationspunkt : Sproßglied mag etwa $^1/_4$: 1 betragen. Für *Chara strigosa* ist es nach Bildern von Nonweiler etwa $^1/_2$: 1.

Schließlich gelangen wir zu *Mesembryanthemum Lehmannii* (Fig. 7, S. 36). In der Teilfigur *J* ist der ganze Entwicklungsgang zusammengestellt; in der ersten Hälfte in einer Orientierung, bei der die jüngsten Blätter links und rechts erscheinen, in der zweiten Hälfte um 90° gedreht, so daß die jüngsten Blätter vorn und hinten

stehen. Aus beiden Teilen zusammen ergibt sich, daß der Vegetationspunkt auch hier keine Ruheperiode durchmacht; er ist so gut wie die jungen Blätter in beständigem Wachstum begriffen. Während das jüngste Blattpaar links und rechts steht, dehnt er sich namentlich von vorn nach hinten aus und umgekehrt. Das Teilungsverhältnis Vegetationspunkt : Sproßgliedanlage ist ungefähr $^1/_{10}$: 1, also gerade das entgegengesetzte wie bei *Elodea*.

Wir finden also folgende Verhältniszahlen:

Pflanze	Entwicklungsdauer : Plastochron	Vegetationspunkt : Sproßgliedanlage
Capsella bursa pastoris	90 : 1	10 : 1
Elodea densa	—	10 : 1
Elodea canadensis	40 bis 50 : 1	—
Hippuris vulgaris	20 „ 25 : 1	3 : 1
Lathyrus latifolius	20 : 1	1 : 1
Chara strigosa	9 : 1	$^1/_2$: 1
Ficus elastica	9 : 1	$^1/_4$: 1
Mesembryanthemum Lehmannii	2 bis 3 : 1	$^1/_{10}$: 1

Es gilt also die Regel: Beim *Elodea*-Typus folgen sich die Sproßglieder mit kleinen Abständen in der Entwicklungshöhe; der Vegetationspunkt verliert bei der Abschnürung eines Sproßgliedes nur wenig Material. Beim *Mesembryanthemum*-Typus folgen sich die Sproßglieder mit sehr großen Entwicklungsabständen; der Vegetationspunkt verliert bei der Abschnürung eines Sproßgliedes die Hauptmasse seines Materials. Der *Lathyrus*-Typus nimmt in beiden Beziehungen eine mittlere Stellung ein. Die kausale Deutung dieser Regel ergibt sich von selbst. Der Vegetationspunkt von *Elodea* wird nach dem Verlust von $^1/_{10}$ seines Materials rasch wieder bereit sein, ein neues Sproßglied zu bilden, und zwar zu einer Zeit, wo das vorhergehende erst ein kleines Stück seines ganzen Entwicklungsweges zurückgelegt hat. Der Vegetationspunkt von *Mesembryanthemum* hingegen, der auf $^1/_{10}$ seiner Masse eingeschränkt wird, braucht längere Zeit zur Regeneration, und bis er fähig ist, ein zweites Sproßglied abzugeben, kann das erste schon eine ziemlich hohe Entwicklungsstufe erreichen. Der Typus der ganzen Knospe wird also bestimmt durch die Art, in der sich der Vegetationspunkt gliedert.

Es handelt sich nur um eine Regel, nicht um ein strenges Gesetz; denn es wirken bei der Bestimmung des Knospentypus auch andere Ursachen mit. Z. B. sind ja auch die Entwicklungswege, die die Sproßglieder von der Anlage bis zum ausgewachsenen Zustand durchlaufen müssen, bald kürzer und bald länger und je nachdem wird auch die Zahl der in Entwicklung befindlichen Glieder bald kleiner und bald größer ausfallen.

Bei Knospen vom *Mesembryanthemum*-Typus treten häufig scheinbare Ruheperioden auf[1]. Die Entstehung derselben läßt sich leicht aufklären durch die Untersuchung einer Knospe von *Coccoloba grandifolia.* Die Teile eines Sproßgliedes gehen am Ende des sichtbaren Treibens ziemlich gleichzeitig in den Dauerzustand über. Das lange Internodium trägt dann ein großes sitzendes Blatt und eine kleine Endknospe, die vom axillären Nebenblatt umhüllt ist. Fig. 9 *C*, S. 44 zeigt das Innere einer solchen Knospe während der Ruheperiode. Das ausgewachsene Nebenblatt *I* bildet eine Hohlkuppel. Aus dem Grunde der reichlich mit Schleim erfüllten Höhle erhebt sich das junge Internodium *II.* Dasselbe trägt ein bereits vollständig gegliedertes, junges Blatt, das nach unten und hinten eingekrümmt ist, an seiner Basis sitzt wieder eine kleine Knospe, eingehüllt vom Nebenblatt *II.* Das Blatt *II* füllt den Knospenhohlraum erst zum geringsten Teil aus; es hat reichlich Gelegenheit zu wachsen, ohne daß von außen das Geringste davon nachzuweisen ist. Schließlich faltet es sich immer stärker, bis der ganze Entwicklungsraum ausgenützt ist, sprengt dann die Hülle und tritt in zerknittertem Zustand hervor; damit beginnt erst das äußerlich sichtbare Treiben.

Innerhalb der Endknospe, die von Nebenblatt *I* umhüllt ist, steckt eine kleine Endknospe, umhüllt vom Nebenblatt *II* (Fig. 9 *C*). Öffnen wir diese, so wiederholt sich das Bild (Fig. 9 *D*) und innerhalb des Nebenblattes *III* steckt noch ein ganz junges Sproßglied *IV* und ein flacher Vegetationspunkt, der demjenigen von *Ficus* ähnelt.

Die scheinbaren Ruheperioden von *Artocarpus incisa* und *Ficus elastica* entstehen in gleicher Weise wie die von *Coccoloba;* einen abweichenden Typus weisen die sonderbaren, kieselstein-

1) Vgl. oben S. 24 u. 25 über *Artocarpus* und *Coccoloba.*

ähnlichen Formen von *Mesembryanthemum obconellum* [1]) und *Mes. pseudotruncatellum* [2]) auf. *Mes. obconellum* weicht durch die folgenden morphologischen Eigentümlichkeiten von *M. Lehmannii* ab. Die kurzen, dicken Blätter sind mit ihren Rändern bis hoch hinauf vereinigt, so daß jedes Paar eine geschlossene Röhre bildet, die ihre Zusammensetzung nur durch eine kurze Spalte auf der quer abgestutzten Endfläche verrät. Beim Treiben wird die Röhre zersprengt und es erscheint das folgende, dekussiert stehende Blattpaar; das alte verschrumpft bald. Während der Ruheperiode trägt also die Sproßachse nur ein einziges funktionierendes Blattpaar. Häufig treten beim Treiben zwei oder drei parallel gestellte Blattpaare gleichzeitig hervor; es handelt sich dabei um ein sehr frühes Austreiben des Achselsprosse. Die Präparation ergibt folgendes Bild (Fig. 7 *H*, S. 36). Noch bevor das alte Blattpaar auseinander reißt, wird sein mächtiges Wassergewebe von den heranwachsenden jungen Blättern ausgequetscht. Zellage um Zelllage verschwindet und erst wenn das junge Blattpaar fast ausgewachsen ist, beginnt das sichtbare Treiben. Die Zeichnung zeigt Blattpaar *I* (links und rechts) ausgewachsen, Blattpaar *II* (vorn und hinten) und zwei Achselsprosse im Wachstum und den schwarz eingetragenen Vegetationspunkt kurz vor der Abgliederung von Blattpaar *III*.

Noch extremer verhalten sich die kreiselförmigen Vegetationskörper von *Mesembryanthemum pseudotruncatellum*, von dem ich ein im Absterben begriffenes Exemplar untersuchen konnte. Das alte Blattpaar schien äußerlich unverändert, war aber bis auf eine in der Mitte noch 2,5 mm dicke Oberflächenschicht ausgequetscht. Das junge Blattpaar ist also bis unmittelbar vor Abschluß des Wachstums verborgen und dadurch entsteht der Schein einer langen Ruheperiode.

Neben den scheinbaren Ruheperioden kommen übrigens bei allen genannten Pflanzen auch wirkliche Ruheperioden vor, in denen alle Teile der Knospe ihr Wachstum einstellen. Z. B. zeigten die Knospen von *Mesembryanthemum Lehmannii* den ganzen Winter hindurch kein Wachstum; sie wurden aber von dem Wachstumsstillstand in verschiedenen Stadien des Entwicklungszyklus überrascht, gleichsam fixiert. Solche fixierte Knospen kann man auch

---

1) Vgl. Goebel, 1883.

2) Vgl. Summers, 1911.

für die indirekten Methoden der Wachstumsbestimmung verwerten, sie dienten mir dazu in dem angeführten Beispiel.

Es ist wohl kein Zufall, daß Knospen vom *Elodea*-Typus bei Wasserpflanzen besonders häufig sind, während der *Mesembryanthemum*-Typus namentlich bei Xerophyten auftritt. Das verschiedene Schutzbedürfnis des Vegetationspunktes dürfte dabei eine Rolle spielen. Der große Vegetationskegel einer *Elodea*, der die jungen Sproßglieder weit überragt, ist sicher schlechter geschützt, als der kleine Vegetationspunkt eines *Mesembryanthemum*, der vom jüngsten Sproßglied schon völlig eingeschlossen ist.

6. Veränderung von Teilen des Vegetationspunktes. Methoden.

Von der Betrachtung der Oberflächengliederung schreiten wir fort zur Untersuchung der Veränderungen im Innern des Vegetationspunktes. Zunächst lassen wir den Zellinhalt beiseite und beschränken uns auf das Studium des Zellnetzes und seiner Verschiebungen. Als leitendes Prinzip halten wir fest, daß der ganze Vegetationspunkt immer wieder aus einem Teil regeneriert wird.

Mit Hilfe dieses Prinzipes gelingt es, auch das Wachsen einer Wurzelspitze, z. B. derjenigen von *Helianthus annuus*, vollständig zu analysieren; trotzdem weder in der äußeren Form noch in der inneren Struktur regelmäßige periodische Veränderungen vorkommen. Ich beginne mit einer genauen Darstellung eines Medianschnittes.

Die ausgewachsenen Teile der Wurzel bestehen aus lauter Längsreihen von Zellen. Diese Reihen laufen aber nicht ungestört durch den ganzen Wurzelkörper hindurch bis zum Vegetationspunkt, wie es fälschlicherweise oft gezeichnet wird. Ihre Enden findet man am leichtesten in der Region, in der das Streckungswachstum beginnt, in der aber die Einzelzellen noch kurz sind. Fig. 10 *A*, *B* und *C* zeigen ein paar Beispiele davon. In Figur *A* liegen links 2 Reihen langgestreckter Pleromzellen. Darauf folgt der Perizykel, durch dichteren Zellinhalt ausgezeichnet; er spaltet unten eine Pleromreihe ab. In der Endodermis stoßen 2 Reihen, die seitlich ein wenig gegeneinander verschoben sind, mit einer schiefen Wand zusammen; rechts davon schieben sich 2 Periblemreihen mit spitzen Enden aneinander vorbei. Figur *B* zeigt, wie eine Endodermisreihe

durch eine Endodermis- und eine Periblemreihe abgelöst wird. In Figur C sind die Reihen, die einander in Periblem, Endodermis und Perizykel ablösen, seitlich leicht gegeneinander verschoben; zwischen Periblem und Endodermis ist ein Intercellulargang getroffen. Die Länge der einzelnen Zellreihen nimmt vom Wurzelkörper gegen die Wurzelspitze hin ab. Sie beträgt schließlich nur noch 8, 4 und 2 Zellen. Die Anzahl der Reihen,

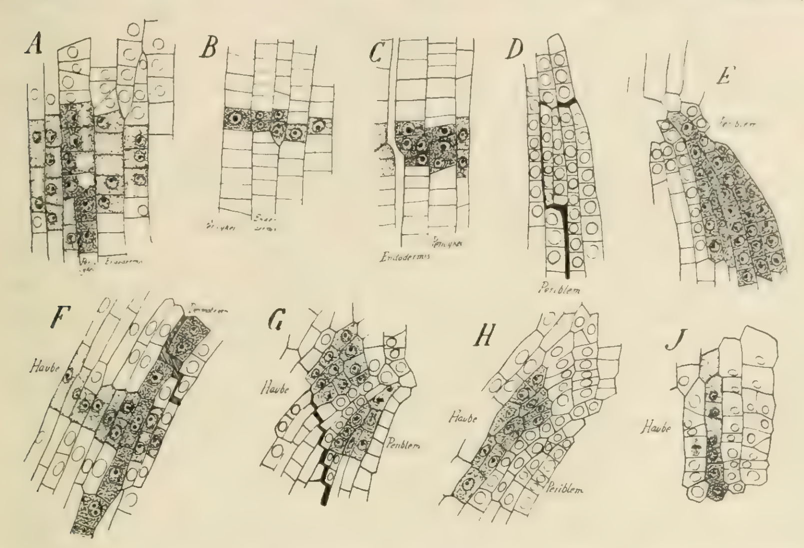


Fig. 10. Einzelbilder von der Wurzelspitze von *Helianthus annuus*. Wurzelspitze immer oben in der Figur, in D, F und G Präparat durch Schrumpfung zerrissen. Ca. 250 : 1. A = Spaltung einer Reihe im Perizykel, Reihenendigung in Endodermis und Periblem. — B = Spaltung einer Reihe in der Endodermis. — C = Reihenendigungen in Endodermis und Perizykel. Links Intercellulargang. — D = Wechsel in der Anzahl der Zellreihen im Periblem. — E = Kurze Zellreihen und keilförmige Einzelzellen von der Spitze des Periblems. — F = Kurze Zellreihen in Dermatogen und Haubenseite. Hin- und Herspringen der Außengrenze des Dermatogens. — G = Keilförmige Zellgruppen und Einzelzellen, die sich in den Seitenteilen der Haube gegen die Achse hin verbreitern, im Periblem gegen die Achse hin zuspitzen. — H = Keilförmige Zellgruppen aus dem Seitenteil der Wurzelhaube. — J = Zellreihen aus der Mitte der Wurzelhaube, rascher Übergang vom Meristem ins Dauergewebe.

die auf einem Querschnitt der Wurzel (ohne Haube) getroffen werden, ist bei gleichmäßig fortwachsenden Wurzeln konstant von den ausgewachsenen Partien ab bis zu der Querzone mit 2- und 4zelligen Reihen. Im einzelnen kann dabei die Reihenzahl abwechselnd wachsen und wieder abnehmen. Beispiele finden sich in Fig. 10 A, B und D; die Wurzelspitze liegt in allen diesen Figuren oben.

Die Wurzelspitze ist als Ganzes im Wachstum begriffen; sie behält dabei ihre Struktur unverändert bei oder genauer, der allgemeine Charakter der Zellanordnung bleibt derselbe, während die Einzelheiten beständig wechseln. Daraus ergibt sich die Deutung der Zellreihen[1]). Im Zentrum der Wurzelspitze teilen sich die Zellen nach verschiedenen Richtungen. Die Randzellen dieser Initialregion gehen immer wieder zur „isoklinen" Zellteilung über und bilden Reihen von 2, 4, 8 und mehr Zellen. Da am Rande der Initialzone immer wieder junge Zellreihen entstehen, finden wir verschieden alte Reihen hintereinander, genau so, wie wir in den Sproßknospen verschieden alte Sproßglieder vorfanden.

Der mittlere Teil der Wurzelhaube baut sich ebenfalls aus kurzen Zellreihen auf; der Übergang vom Meristem zum Dauergewebe erfolgt hier auf einer sehr kurzen Strecke (Fig. 10 *J*). Im Dermatogen und in den seitlichen Abschnitten der Haube finden sich wieder Längsreihen von Zellen, die gegen die Spitze hin immer kürzer werden. Fig. 10 *F* zeigt im Dermatogen, das sich durch dichten Zellinhalt auszeichnet, und in den angrenzenden Haubenteilen Reihen von 3 und 2 Zellen Länge. Dabei sei noch einmal auf das Hin- und Herspringen der Außengrenze des Dermatogens hingewiesen. In den Seitenteilen der Wurzelhaube mit Einschluß des Dermatogens vermehrt sich die Reihenzahl beim Fortschreiten gegen die Wurzelspitze beständig.

Fig. 11, rechte Hälfte, soll einen Überblick über das Verhalten der Zellreihen geben; der Deutlichkeit halber sind die Querwände innerhalb derselben weggelassen. Die Reihen des Wurzelkörpers konvergieren gegen die Spitze, weil der Durchmesser der einzelnen Zellen abnimmt. Beim Übergang zur Initialregion schließen sich keilförmige Zellgruppen an (Fig. 10 *E* und *G*). Die Reihen der Haubenseite divergieren gegen die Spitze und endigen in umgekehrt orientierten, keilförmigen Zellgruppen. Das Zentrum der Initialregion schließlich besteht aus unregelmäßigen, polyedrischen Zellen; es läßt sich, weil viele Wände schief zur Zeichenfläche verlaufen, durch eine einfache Umrißzeichnung gar nicht exakt wiedergeben.

Die Probe auf ein richtiges Verständnis des Wurzelwachstums ist die, daß man dasselbe darstellt durch eine Bilderreihe, die von einer unregelmäßigen Initialgruppe ausgeht und die Abstammung und Formveränderung jeder Einzelzelle verfolgen läßt (Fig. 12,

1) Vgl. Giesenhagen, 1905.

rechts, S. 52). Um dieses Schema abzuleiten, gehe ich aus von Fig. 11, links. Der Wurzelkörper ist durch Querlinien in eine Anzahl von „Segmenten“ zerlegt. Die Richtung dieser Querlinien ist bestimmt durch die allgemeine Richtung der Querwände in den Zellreihen; ihr Abstand entspricht der durchschnittlichen Länge der Reihen in der betreffenden Querzone. Ebenso sind Dermatogen und Wurzelhaube zerlegt in eine Anzahl von „Haubenkappen“. Zur Konstruktion ihrer Grenzen verfolgt man zunächst die Außenwand einer Dermatogenreihe; wenn diese endigt, behält man die allgemeine Richtung der Längswände bei, ohne das seitliche Hin- und Herspringen derselben mitzumachen, und gelangt so schließlich bis zur Spitze. Innerhalb des kleinsten Segmentes und der kleinsten Haubenkappe findet sich die Initialgruppe, die der Scheitelzelle einer Farnwurzel entspricht. Die Konstruktion zeigt, daß die Wachstumsverteilung in Wurzeln mit und ohne Scheitelzelle im Prinzip dieselbe ist.

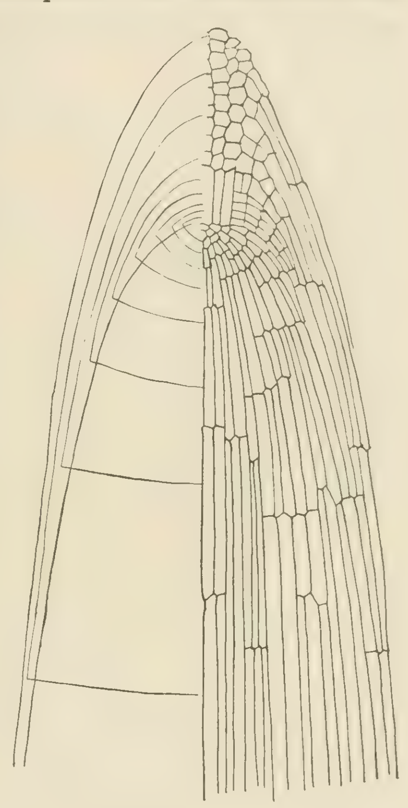


Fig. 11. Längsschnitt einer Wurzelspitze von *Helianthus annuus*. Rechts: Anordnung der Zellreihen, schwach schematisiert, Querwände innerhalb der einzelnen Reihen weggelassen. — Links: Schema der „Wurzelsegmente“ und „Haubenkappen“.

Fig. 12, links, stellt die Zellteilungsfolge für eine stark schematisierte Wurzelspitze dar, bei der ein innerer Teil einer folgenden Figur immer genau gleich der ganzen vorhergehenden Figur ist. Man beachte, daß sich die Initiale der Haubenmitte nur durch Querwände teilt, während in den Initialen für Plerom und Periblem je zwei Wände zu einer **T**-Figur zusammentreten; dadurch werden die keilförmigen Zellgruppen hervorgebracht. In der Initiale für die Haubenseite ist die **T**-Figur anders orientiert.

Der Besprechung der wenig schematisierten Figur muß ich einige Bemerkungen über die Wandbrechungen vorausschicken. Der Komplex der Initialzellen ähnelt in der Form der Zellwände einem Schaume; dabei ist aber zu bedenken, daß er in beständiger Veränderung begriffen ist. Einerseits treten immer neue Wände auf, andererseits wachsen die alten Wände und verändern dabei ihre

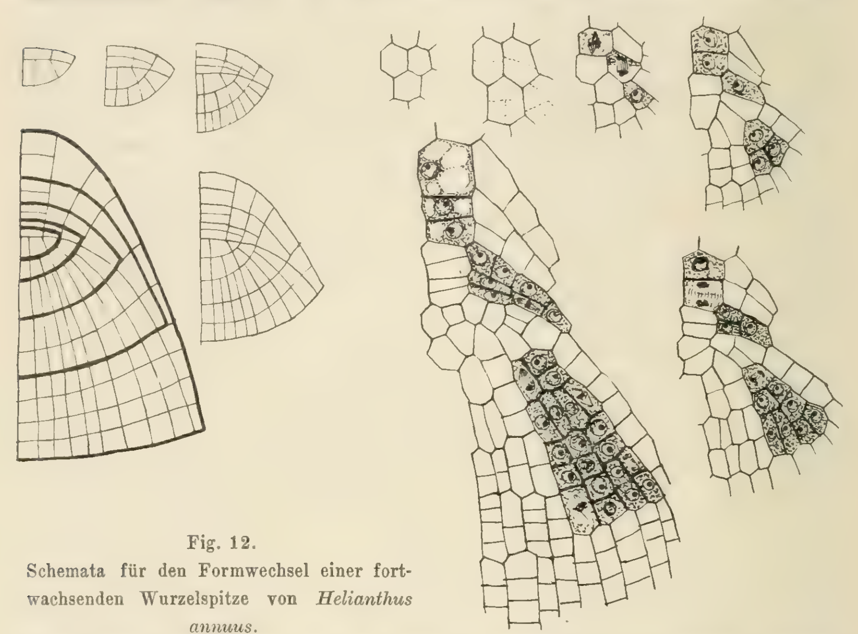


Fig. 12.
Schemata für den Formwechsel einer fortwachsenden Wurzelspitze von *Helianthus annuus*.

Links: Stark schematisiert. Es sind getrennte Initialzellen für Haubenmitte, Haubenseite und Dermatogen, Periblem und Plerom angenommen. In den Initialen der Haubenmitte ausschließlich Querwände, in den übrigen wechselnde Teilungsrichtung, die zur Bildung von T-Figuren in verschiedener Orientierung führt. Die letzte Figur enthält innerhalb der stark ausgezogenen Umrisse alle früheren. — Rechts: Wenig schematisiert. Es sind Initialzellen von unregelmäßiger Form vorausgesetzt. Die Entstehung neuer Wände hat Knickungen in den alten zur Folge (1. bis 3. Figur). Durch Eintragen des Zellinhaltes sind die verschiedenen Entwicklungsstadien für je einen Zellkomplex aus Haubenmitte, Haubenseite und Periblem besonders hervorgehoben. Innere Teile der letzten Figur sind den früheren Figuren ähnlich.

Form. Diese beiden Dinge sind bei einer entwicklungsmechanischen Erklärung wohl auseinander zu halten.

Giesenhagen[1]) erläutert durch seine schönen Experimente, daß die neue Teilungswand zu einer Minimalfläche wird; die

1) Giesenhagen, 1909.

Wände der Mutterzelle sind dabei als starr vorausgesetzt, was für die kurze Zeit des Teilungsvorganges jedenfalls zulässig ist. Magnus[1]) führt Experimente aus, bei denen gleichzeitig ein ganzer Komplex zellähnlicher Gebilde entsteht. Diese Experimente könnten eventuell auf die simultane Zellwandbildung im Embryosack angewandt werden. Möglicherweise lassen sich die Bedingungen auch so variieren, daß es gelingt, die Bildung einer Wand in einer Mutterzelle von bestimmter Form nachzuahmen.

Von der Bildung neuer Wände müssen wir die Veränderungen der schon vorhandenen trennen. Wo eine junge Wand an eine alte ansetzt, erleidet diese eine Knickung, die Winkel an der Ansatzstelle gleichen sich aus, und die schaumähnliche Struktur des ganzen Zellkomplexes wird rasch wiederhergestellt. Eine Nachahmung dieses Vorganges dürfte schwer sein; dagegen ist es sehr leicht, seine Umkehrung zu beobachten. Wenn in einem Schaume Wände einreißen, so wird das Gleichgewicht an den Ansatzstellen derselben gestört; es stellt sich aber sehr rasch wieder her durch das Ausgleichen der entsprechenden Wandbrechungen. Dieser Vergleich spricht dafür, daß die Wände zwischen den Meristemzellen eine sehr große Plastizität besitzen, die sie den Schaumwänden ähnlich macht.

Die besprochenen Verhältnisse haben zur Folge, daß der Zellkomplex, der aus einer Initiale hervorgeht, durch eine sehr komplizierte, vielfach gebrochene Fläche umhüllt wird, was natürlich die Analyse sehr erschwert. In kurzer Entfernung von der Initialzone verändern sich aber die Erscheinungen; es treten keine neuen Wandbrechungen mehr auf; die einzelnen Zellreihen weisen vollständig gerade gestreckte Längswände auf. Mißerfolge beim Konstruieren des Wachstumsschemas lehrten mich ferner, daß die neuen Zellwände am Rande der ungeordneten Initialgruppe sich vorwiegend in die Richtung der außen anschließenden Zellreihen einstellen.

Bei Berücksichtigung aller genannten Umstände gelingt es, die Entstehung der Wurzelspitzen aus den Initialen nachzubilden (Fig. 12, rechts). Durch Einzeichnen des Zellinhaltes sind einige der Initialzellen und ihre Nachkommen besonders hervorgehoben. Man vergleiche zur Probe diese Zellkomplexe mit den entsprechenden Komplexen in Fig. 10 *E*, *G*, *H* und *J*, S. 49.

---

1) Magnus, 1913.

Die erste Anlage einer Wurzelspitze läßt sich in ihren Einzelheiten auch ohne Kenntnis der hier angewendeten Prinzipien verstehen. Man darf aber die Resultate, die bei solchen Untersuchungen gewonnen werden, nicht auf das Fortwachsen der Wurzel anwenden. Ein Beispiel dafür, daß dies zu falschen Schlüssen führt, findet sich in einer neueren Arbeit von Tiegs[1]). Er gibt in seiner Fig. 16 ein Bild „einer älteren, wachsenden Wurzel von *Pisum sativum*". „Das Zellnetz ist so genau wie möglich nach der Natur entworfen und es ist dann versucht worden, die Teilungsfolge durch Linien verschiedener Stärke anzudeuten." „Die Zellgruppen *A*, *B*, *C*, *D*, *E* sind aus je einer der ursprünglichen Dermatogen- und Schlußzellen *A*, *B*, *C*, *D*, *E* hervorgegangen." Die Analyse ist falsch; die Zellgruppen *A*, *B*, *C*, *D*, *E* entsprechen einander nicht, sondern *A* ist der spätere Zustand bloß von einem kleinen innersten Abschnitt von *E*.

Auch die Darstellung von Lundegårdh[2]) gibt Anlaß zu einigen kritischen Bemerkungen. L. findet durch Zählung der Kernteilungsfiguren für das Plerom eine größere Wachstumsintensität als für das Periblem. Der Ausgleich soll dadurch geschehen, daß Pleromzellen unter gleitendem Wachstum ins Periblem auswandern. Ein Schluß von der Teilungsintensität auf die Intensität des Längenwachstums ist aber nur zulässig für die Region der Zellreihen, nicht für die Initialen, die sich nach verschiedener Richtung teilen; Lundegårdh gibt nicht an, ob er diesen Punkt berücksichtigt hat. Ferner müßte sich ein Hinausgleiten von Pleromzellen ins Periblem in der Zellanordnung zeigen; auch hier fehlt bei Lundegårdh der Versuch, die Gesetze der Zellanordnung aus seinen Vorstellungen abzuleiten.

7. Allgemeiner Charakter des Wachstums am Sproßvegetationspunkt.

Der Wurzelkörper baut sich aus lauter Längsreihen auf; die entwicklungsgeschichtliche Ursache dafür ist die Tatsache, daß sich vom Rande der Initialregion ab die Zellen ausschließlich in der Längsrichtung vermehren. Genau dasselbe gilt für die primären Gewebe der Sproßachse; später treten dann in den Prokambiumsträngen und im Kambium Längsteilungen hinzu. Damit ändert

1) Tiegs, 1913.
2) Lundegårdh, 1914.

sich sofort auch der Charakter der Zellanordnung; die Elemente des sekundären Dickenzuwachses liegen in radialen Querreihen.

Die Blätter zeigen einen ausgeprägt geschichteten Bau; die Schichten werden noch besonders hervorgehoben durch ihre verschiedene anatomische Ausbildung als Epidermis, Palisadengewebe und Schwammgewebe; ihre Entstehung verdanken sie wieder einem bestimmten Zellteilungsgesetz. Fig. 13 *A* zeigt die Flächenansicht einer Schicht aus einem Fiederblatt von *Lathyrus latifolius*. Die Zellen sind bereits im Streckungswachstum begriffen und führen im Wandbelag zahlreiche Chlorophyllkörner. Das Ganze setzt sich aus kurzen Längsreihen zusammen; daraus, daß häufig zwei solche Reihen genau gleich lang sind, schließen wir, daß auch Längsteilungen erfolgt sind. Aber alles waren Teilungen durch Wände senkrecht zur Oberfläche des Blattes.

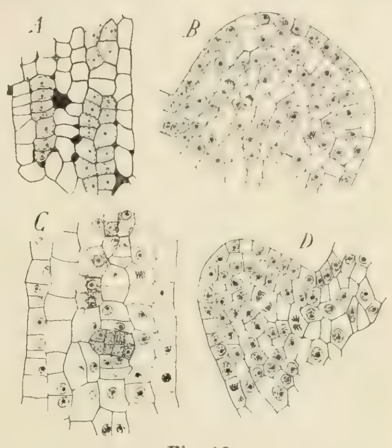


Fig. 13.
Zellanordnung bei *Lathyrus latifolius*.
A = Flächenansicht der äußersten Periblemschicht aus einem Fiederblatt. Beginn der Intercellularenbildung. Zellen mit großer Vakuole und mit Chlorophyllkörnern im Wandbelag. Zusammengehörige Zellen durch Eintragen des Zellinhaltes hervorgehoben. — *B* = Medianschnitt durch den Vegetationspunkt. 200 : 1. — *C* = Längsschnitt durch ein junges Fiederblatt. Zusammengehörige Zellen durch Eintragen des Inhalts hervorgehoben. In der Mitte Anlage eines Prokambiumstranges, quer geschnitten. 200 : 1. — *D* = Medianschnitt durch einen jungen Blattwall. 200 : 1.

Fig. 13 *C* und *D* zeigen nebeneinander den Längsschnitt durch ein junges Fiederblatt, das noch im Teilungswachstum begriffen ist, und durch die Mediane eines jungen Blattwalles. Das Fiederblatt weist 5 Zellschichten auf, die sich noch beständig vergrößern, nicht aber vermehren. Nur bei der Bildung der Prokambiumstränge, von denen in der Figur einer quer geschnitten ist, treten auch Teilungswände parallel zur Blattfläche auf. Die Schichtung des kurzen Blattwalls ist viel weniger deutlich; in der Mitte, aus der der dicke Blattstiel entsteht, ist er bis 7 Zellagen dick (Fig. 13 *D*), an den Enden, aus denen die zarten Nebenblätter hervorgehen, bloß 3—5 Zellagen. Der Vergleich der beiden Figuren sagt uns, daß der Schichtenbau des Blattes

durch das Vorherrschen der Zellvermehrung parallel zur Blattfläche entsteht.

Es handelt sich hier um lauter alte, längst bekannte Tatsachen, die ich nur darum neu darstellen muß, weil man ihre Bedeutung für die Entwicklungsmechanik des Vegetationspunktes nicht genügend beachtet hat. Die Fragestellung muß von Grund auf verändert werden. Hanstein glaubte, daß die spätere Differenzierung der Gewebe schon durch ihre Abstammung von Dermatogen, Periblem und Plerom des Vegetationspunktes vorbereitet sei. Diese Auffassung ließ sich nicht halten, dagegen bleibt die wichtige Tatsache bestehen, daß sich der Vegetationspunkt und der ganze Sproß, der aus ihm hervorgeht, aus Schichten von verschiedener Abstammung aufbaut. Durch die künstliche Herstellung der Periklinalchimären ist die Richtigkeit dieser Auffassung experimentell bewiesen worden.

In der Wurzelspitze wachsen und vermehren sich die Zellen vorwiegend in der Längsrichtung, daher besteht der Wurzelkörper aus Längsreihen von Zellen; in der Blattanlage erfolgt Wachstum und Vermehrung vorwiegend parallel zur Blattfläche, daher ist das Blatt geschichtet. Die Zellen des Vegetationspunktes und der jungen Sproßglieder wachsen und vermehren sich ausschließlich oder doch vorwiegend parallel zur Oberfläche. Diese einfache Eigenschaft der Meristemzellen ist die Ursache für den Schichtenbau des Vegetationspunktes und der von ihm erzeugten Organe; sie erklärt uns die Möglichkeit der Periklinalchimären.

Eine Oberflächenzelle an der Spitze des Vegetationspunktes, die sich durch eine Wand senkrecht zur Oberfläche teilt, wird zwei Oberflächenzellen den Ursprung geben. Auch alle Nachkommen derselben werden an der Oberfläche bleiben und in ihrer Gesamtheit ein Dermatogen darstellen, das den Vegetationspunkt und alle Organe, die dieses bildet, als geschlossene Schicht umhüllt. Die gleiche Überlegung gilt für eine Initialzelle, die sich nach innen an die Dermatogeninitialen anschließt; nur verdoppelt sich diese zweite Schicht an bestimmten Stellen.

8. Das Sachssche Gesetz der Zellanordnung[1]).

Sachs ist es gelungen, für die Regelmäßigkeit der Zellanordnung in wachsenden Pflanzenteilen einen allgemeinen Ausdruck zu

1) Sachs, 1878, 1879, 1882.

finden. Seine Konstruktionen gelten nicht nur für Sproß- und Wurzelvegetationspunkte, sondern auch für die Produkte des Kambiums, für den Thallus von Algen mit Randwachstum usw. Überall lassen sich die Zellwände einordnen in die zwei Kurvenscharen der Periklinen, die unter sich und mit der Oberfläche des Vegetationspunktes parallel laufen, und der Antiklinen, die die Periklinen senkrecht schneiden.

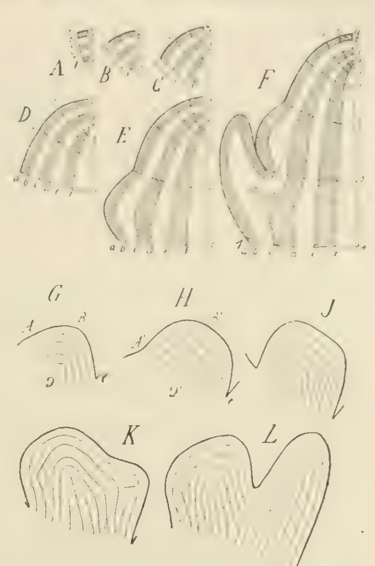


Fig. 14.
A bis *F* = Schema für das Wachstum des Sproßvegetationspunktes (man vergleiche die Figuren von Sachs, 1882, S. 569 und Jost, 1914, S. 365), Dermatogen, 2) u. 4) Periblemschicht schraffiert. Die Periklinen *aa* bis *ff* werden verlängert; während die Antikline *1 1* vom Scheitel wegrückt, werden die Antiklinen *2 2* bis *6 6* neu eingeschoben. — *G* bis *L* = Wachstum des Vegetationspunktes von *Lathyrus latifolius* in Zwischenräumen von $^1/_2$ Plastochron. Medianschnitte mit Angabe der periklinen Schichtung. 100 : 1.

Um die Bedeutung der Schemata richtig zu erkennen, ist es zunächst nötig, dieselben „wachsen zu lassen". Fig. 14 *F* zeigt das Schema der Periklinen und Antiklinen für einen Vegetationspunkt mit zwei Blattanlagen; sie ist mit geringen Veränderungen einer bekannten Figur von Sachs nachgebildet. Ich setze voraus, daß es sich um den Vegetationspunkt eines gleichmäßig fortwachsenden Sprosses handle; es muß also von Schritt zu Schritt ein scheitelwärts gelegener Teil der Figur gleich der ganzen werden. Die Zerlegung der Gesamtfigur in Teile, die immer denselben Zellkomplex mit seinen Nachkommen zeigen, aber in Entwicklungsstadien, die je einen Schritt auseinanderliegen, ist durchgeführt in Fig. 14 *A* bis *F*.

Die periklinen Wände *aa*, *bb*, *cc*, ... werden durch Wachstum außerordentlich stark verlängert; die antiklinen Wände *11*, *22*, *33* . . . wachsen nur wenig, jede einzelne Antikline wird während des Wachstums vom Scheitel weggeschoben, die aufeinander folgenden Antiklinen rücken immer weiter auseinander und neue Antiklinen werden beständig eingeschoben. Alles dies stimmt vollkommen mit den Ergebnissen des vorigen Abschnittes

überein. Dort wurde bereits abgeleitet, wie die perikline Schichtung entsteht. Das System der Antiklinen entsteht in einfacher Weise dadurch, daß jede einzelne kurze, antikline Wand auf den Periklinen senkrecht steht; im Schema ist vorausgesetzt, daß die Antiklinen in benachbarten Schichten immer auf gleicher Höhe liegen.

Auch Sachs ist nicht bei der bloßen Beschreibung der Beziehungen zwischen Wandrichtungen und Gesamtform des Vegetationspunktes stehen geblieben, sondern er hat auch bereits versucht, aus dem Zellnetz Schlüsse auf die Wachstumsverteilung zu ziehen. Seine Resultate in dieser Richtung sind aber noch unfertig und teilweise auch unrichtig, so daß eine kritische Betrachtung derselben an dieser Stelle geboten ist. Diese Kritik kann nicht den Sinn haben, die Verdienste von Sachs irgendwie zu verkleinern. Das Urteil von Lundegårdh: „Das, was sich noch von der Sachsschen Theorie der Vegetationspunkte erhalten läßt, ist nur die Benennung Perikline für die im Längsschnitt als Reihen erscheinenden konzentrischen Zellschichten“ [1]), scheint mir sehr ungerecht. Erhalten läßt sich tatsächlich der Grundgedanke von Sachs, daß die Richtung der Teilungswände von der Form des ganzen Vegetationspunktes bedingt ist, allerdings nicht in der Ausschließlichkeit, mit der Sachs selber dies aufgefaßt hat. Er sagt [2]): „Wenn die einfache Nebeneinanderstellung der bekanntesten Tatsachen, wie sie hier versucht wurde, lehrt, daß Vergrößerung und Gestaltung der Vegetationspunkte und ihrer Aussprossungen nicht von der Zellteilung abhängt, daß diese sich vielmehr nach jener und dem Prinzip der rechtwinkligen Schneidung richtet [3]), so erscheint andererseits auch das Vorhandensein von Vegetationspunkten selbst nur als eine besondere, freilich sehr häufig vorkommende Form in der Verteilung des Wachstums.

Die Theorie des Vegetationspunktes, die ich in dieser Arbeit aussprechen möchte, wäre nicht möglich gewesen ohne die Vorarbeit von Sachs. Um zu ihr zu gelangen, war es aber nötig, die Fehler, die Sachs bei einer ersten Formulierung machen mußte, zu erkennen und auszumerzen. Die Kritik muß dazu

1) Lundegårdh, 1914, S. 83.

2) Sachs, 1879, S. 199.

3) Von mir gesperrt.

dienen, durch Scheidung des Richtigen vom Fehlerhaften, die Arbeit von Sachs erst in vollem Umfange nutzbar zu machen.

Die erste Arbeit (1878) gibt kaum zu Einwänden Anlaß. An Fig. 9, S. 79 (= Fig. 286, S. 545 von 1882) wird die Wachstumsverteilung in einer jungen Wurzelspitze erläutert. Sachs beschäftigt sich dabei ausschließlich mit dem Wachstum der antiklinen Wandstücke und unterläßt es, auf das viel stärkere Wachstum der periklinen Wände hinzuweisen. In bezug auf das Volumenwachstum in der Scheitelzelle und in den jüngsten Segmenten verweise ich auf Westermaier (1881) und Klein (1884, S. 601).

In der Einleitung zu der Arbeit von 1879 steht folgender Satz: „Und zweitens möchte ich noch einmal die Aufmerksamkeit auf das ursächliche Verhältnis zwischen Zellteilung und Wachstum lenken, da ich, im Gegensatz zu der jetzt herrschenden Meinung, das Wachstum als eine Bedingung der Zellteilung, nicht aber diese als die Ursache des Wachstums betrachte." Dieser Standpunkt wird begründet durch den Hinweis auf diejenigen Vegetationspunkte von Kryptogamen, in welchen die Zellteilung ganz ausbleibt oder erst nach Abschluß des Wachstums erfolgt. So anregend solche weitausgreifenden Vergleiche auch sind, so stehen ihrer Verwendung zu einer Beweisführung doch schwere Bedenken entgegen. Daß bei den verschiedensten Verhältnissen zwischen Wachstum und Zellteilung dennoch ähnliche Resultate auftreten, beweist noch nicht, daß die Mittel der Formbildung überall dieselben sind [1]). Ich ziehe es darum vor, meine Betrachtungen zunächst auf einen bestimmten Typus zu beschränken, nämlich auf den geschichteten Sproßvegetationspunkt der Angiospermen.

Über diesen Fall sagt Sachs folgendes (S. 201): „Im Schema *5 A* (Tafel V) wachsen alle Schichten, welche durch die Periklinen *1, 2, 3, 4, 5* begrenzt sind, um so weniger in die Dicke, je mehr sie sich der Achse und dem Scheitel nähern." Auch hier ist ausschließlich vom Dickenwachstum der Schichten die Rede. S. 200 heißt es: „Die bisher so sehr betonte Zeitfolge in der Entstehung der verschiedenen Wandstücke ergibt sich freilich nicht aus dem Prinzip" (der rechtwinkligen Schneidung), „aber sie ist auch, soweit es sich nicht um den genannten Unterschied phanerogamer und kryptogamer Organe handelt" (Scheitelzelle), „von unter-

1) Man vergleiche die Erörterungen von Magnus (Zeitschr. f. Botanik, 1913, S. 821).

geordneter Bedeutung, da alle neueren Beobachter immer wieder hervorheben, daß an Embryonen und in anderen Fällen die zeitliche Reihenfolge der einander rechtwinklig aufgesetzten Wände bei derselben Spezies keine konstante sei, ein Beweis, daß die räumliche Anordnung das Wesentliche, die zeitliche Entstehungsfolge das Unwesentliche ist.“ Dieser Beweis gilt für die Fälle, an denen er durchgeführt wurde, also z. B. für die jüngsten Entwicklungsstadien der Embryonen von Phanerogamen, nicht aber für alle Fälle, namentlich nicht für den geschichteten Vegetationspunkt.

In den „Vorlesungen“ (1882) finden sich richtige Wachstumsbeschreibungen für das Randwachstum von Algen und das sekundäre Dickenwachstum, ebenso für Embryonen und diesen ähnliche Gebilde. Dagegen sind die Darstellungen für den Vegetationspunkt der Phanerogamen nicht mehr nur unvollständig, sondern direkt unrichtig. S. 545 heißt es: „Nur das sei erwähnt, daß die bloße Betrachtung des Zellnetzes am Vegetationspunkt, der Verlauf der Anti- und Periklinen klarste Auskunft darüber gibt, daß das Wachstum[1]) am Scheitel selbst kleiner sein muß, als an irgend einem weiter rückwärts gelegenen Punkt; man braucht sich nur zu denken, daß in unserem Schema Fig. 284 das Wachstum, das heißt die Masseneinlagerung[1]), in der Umgegend des Brennpunktes der Anti- und Periklinen stärker sei als weiter abwärts, so müßte nach den dargelegten Grundsätzen das Zellnetz eine ganz andere Form annehmen.“ Dies soll durch die Fig. 286 noch klarer gemacht werden; dabei wird aber nicht das Volumenwachstum, sondern wieder nur das Dickenwachstum der Schichten in Betracht gezogen. Während Sachs 1878 und 1879 das Flächenwachstum der Schichten bloß in der Darstellung vernachlässigt hat, wirft er hier direkt Volumenwachstum und Dickenwachstum durcheinander. Damit hat er sich selber den Weg für weitere Fortschritte versperrt; denn diese müssen von einer vollständigen Wachstumsbeschreibung ausgehen.

9. Die entwicklungsmechanische Bedeutung der Zellanordnung.

In bezug auf die entwicklungsmechanische Bedeutung der Zellteilung stehen die Ansichten von Nägeli und von Sachs immer noch unvermittelt nebeneinander[2]). Sachs war der Ansicht, daß

1) Von mir gesperrt.

2) Vgl.: Westermaier, 1881; Haberlandt, 1884, S. 36.

durch Nägeli und seine Schüler der Zellbildung eine übermäßige Bedeutung für das organische Leben beigelegt wurde, und geht von dem Satze aus, „daß das Wachstum die primäre, die Zellteilung dagegen die abhängige sekundäre Erscheinung ist“ [1]). Dabei faßt Sachs die Gesamtform des wachsenden Vegetationspunktes als Ursache, die Zellanordnung als Folge auf und drückt sich später direkt so aus, daß er die letztere als „Mechanomorphose“ bezeichnet [2]).

Ich schließe mich zunächst der Auffassung von Sachs an, unter Berücksichtigung der Korrektur, die oben an seiner Darstellung angebracht werden mußte. Wachstums- und Teilungsrichtung jeder Meristemzelle sind abhängig von der Form des ganzen Vegetationspunktes und von ihrer Lage in demselben. Anders ausgedrückt: Die Meristemzellen einer Sproßknospe wachsen und vermehren sich ausschließlich oder doch vorwiegend parallel zur Oberfläche. Diese Reaktion auf die Lage muß wohl auf eine Reizwirkung zurückgeführt werden, die von der Oberfläche ausgeht und die Richtung der Teilungsspindeln bestimmt; wir wissen ja, daß die Teilungsspindeln durch Reize in eine bestimmte Lage gebracht werden können (Licht, Zug- und Druck). Was für ein Reiz am Vegetationspunkt wirksam ist, bleibt vorderhand unbekannt.

Doch der Physiologe rechnet ja auch sonst mit Reizwirkungen unbekannter Natur. Z. B. ist Rektipetalität eine allgemeine Eigenschaft von Geweben, die im Streckungswachstum begriffen sind. Zylindrische Organe strecken sich gerade, flächenförmige breiten sich in eine Ebene aus; mechanisch erzwungene oder durch Reizwirkungen hervorgerufene Krümmungen verschwinden, wenn die Ursache zu wirken aufhört und das Organ noch wachstumsfähig ist. Der Physiologe muß überall mit der Rektipetalität rechnen, ohne daß er weiß, auf was für einem Reiz sie eigentlich beruht. Wir dürfen also wohl auch das allgemeine Wachstumsgesetz für die Meristemzellen als Ausdruck einer bestimmten Reizbarkeit derselben auffassen.

Setzen wir aber dies Gesetz als gegeben voraus, so gelangen wir zu wichtigen Folgerungen. Aus den einzelnen Initialzellen entstehen Zellschichten; diese Schichten wachsen ausgiebig in der

---

1) Sachs, 1882, S. 523.

2) Sachs, 1894.

Richtung der Fläche, aber nur wenig oder gar nicht in die Dicke. Damit ist die allgemeine Richtung für den Formwechsel des Vegetationspunktes bestimmt. Die Oberfläche der Organe ist gleich der Fläche des ganzen Dermatogens; die Dicke der Organe ist an jeder Stelle die Summe aus der Dicke der einzelnen Schichten. Also wächst die Oberfläche des Vegetationspunktes und der Organe, die aus ihm hervorgehen, sehr stark, während gleichzeitig ihre Dicke nur wenig zunimmt. Es muß also notwendigerweise aus dem relativ kurzen und dicken Vegetationspunkt ein Sproß mit sehr großer Oberflächenentwicklung hervorgehen; dies geschieht teils durch Bildung flächenförmiger Blätter, teils durch Bildung dünner, langgestreckter Internodien- und Blattstiele. Damit haben wir ein bekanntes Formbildungsprinzip abgeleitet, das man bisher immer nur teleologisch verstanden hat[1]).

Infolge des vorherrschenden Flächenwachstums in den Meristemen geht aus dem ungegliederten Vegetationspunkt ein Sproß mit sehr großer Oberflächenentwicklung hervor. Die starke Ausbildung der Oberfläche ist günstig für die Ausnutzung des Lichtes zur Assimilation. Die „Anpassung" der Pflanzengestalt an das Licht ist entwicklungsgeschichtlich betrachtet die Folge einer einfachen Wachstumsreaktion der Meristemzellen auf ihre Lage zur Oberfläche. Es gilt also auch hier der Satz: „daß der Faktor, dem ein bestimmtes Verhalten „angepaßt" ist, gar nicht immer der ist, der es hervorgerufen hat"[2]).

In der obigen Ableitung kommt neben dem Standpunkt von Sachs auch derjenige von Nägeli zu seinem Recht. Mit Sachs nahm ich an, daß die Form des Vegetationspunktes in einem bestimmten Moment die Wachstums- und Teilungsrichtung seiner einzelnen Zellen für den nächsten Zeitabschnitt bestimmt; mit Nägeli schließe ich, daß Wachstum und Teilung der einzelnen Zellen ihrerseits die Richtung des Formwechsels bedingen. Das Ganze, die Umgebung der einzelnen Zelle, bestimmt die Wachstumsbedingungen für dieselbe und entscheidet über die Wachstumsreize, die sie treffen; aus dem Wachstum der Teile setzt sich dann

1) Sachs (1894) versucht die starke Oberflächenentwicklung als „Photomorphose" aufzufassen, die dadurch hervorgerufen wird, „daß das embryonale Wachstum chlorophyllhaltiger Zellen oder Gewebe durch das Licht beeinflußt wird" (S. 231).

2) Goebel, 1913, S. 10.

das Wachstum des Ganzen zusammen. Die beiden entgegengesetzten Auffassungen waren richtig; aber beide enthielten nur einen Teil des Gesamtbildes.

Weiter oben[1]) wurde der Vegetationspunkt verglichen mit dem Tropfen, der an einem undichten Wasserhahn hängt; der Vergleich sollte die Vermutung begründen, daß der Vegetationspunkt eines unbeschränkt wachsenden Sprosses eine periodische Selbstdifferenzierung zeige und daß diese weder auf einem periodischen Wechsel der Außenbedingungen noch auf einem periodischen Wechsel in der Beeinflussung durch andere Teile der Pflanze beruhe. Jetzt ergibt sich, daß die Ursache für die Selbstdifferenzierung in dem Vorwalten des Flächenwachstums liegt; dieses wiederum erscheint als Folge eines beständig wirkenden Einflusses der Außenwelt auf die Wachstums- und Teilungsrichtung der einzelnen Meristemzellen. Dies Resultat dürfte im Hinblick auf die lebhafte Diskussion über das Periodizitätsproblem, die gegenwärtig zwischen Klebs und seinen Gegnern stattfindet, von Interesse sein[2]).

Auch der Satz: „Es scheint, daß ein Sproßvegetationspunkt oder ein Blattvegetationspunkt, solange sie ihren meristematischen Charakter bewahren, nicht wachsen können, ohne beständig ihre Form zu verändern und sich zu teilen“[3]), läßt sich jetzt in anschaulicher Weise begründen[4]).

Ich benutze dazu Fig. 14 *G* bis *L*, S. 57, die Stadien des Vegetationspunktes von *Lathyrus latifolius* in Zeitabständen von $1/2$ Plastochron darstellt. *G* und *J* sind Teilfiguren aus *L*, *H* ist eine Teilfigur aus *K*. Umfang und Orientierung der Figuren sind nach den früher besprochenen Methoden bestimmt. Mit Hilfe des Zeichenapparates sind die einzelnen periklinen Schichten eingetragen.

In Fig. 14 *G* stellen die Abstände AD, BD und CD die Gesamtdicke der periklinen Schichten dar; sie dürfen nach den gemachten Voraussetzungen nur wenig zunehmen, während die Umrißlinie des Dermatogens (ABC) sehr stark wachsen soll. Dies kann zunächst teilweise dadurch erreicht werden, daß die gewölbte antikline Fläche ADC in Figur *G* zur Ebene wird ($A'D'C'$ in

1) S. 40.

2) Literatur bei Munk, 1914.

3) S. 39.

4) Eine Begründung in mathematischer Form habe ich früher gegeben (Schüepp, 1914, S. 336).

Figur *H*)[1]. Der Zusammenhang mit dem unten anschließenden Sproßglied wird aber dem Fortschreiten dieses Vorganges bald ein Ziel setzen. Dann bleibt nur der Ausweg, daß die periklinen Schichten sich falten. Verfolgt man die Formveränderung des Dermatogens oder der äußeren Periblemschichten in Figur *G* bis *L* aufmerksam, so wird man zugeben müssen, daß der Begriff der Faltenbildung zur Beschreibung wohl geeignet ist; er wird ja auch in der zoologischen Literatur seit langem angewendet. Es handelt sich nicht um eine Faltung durch Zusammenschieben von außen wie bei Kettengebirgen, sondern um eine Faltung infolge des Wachstums der einzelnen Schichten.

Es läßt sich jetzt noch nicht angeben, welche Faktoren die Zahl und die Einzelform der Faltungen bestimmen. Hypothesen darüber aufzustellen, wird solange keinen Wert haben, als nicht neue Gesetzmäßigkeiten erkannt werden.

Die Auffassung, daß eine Faltung vorliege, vermag auch gewisse Abweichungen von den Regeln über die Richtung der Zellwände zu erklären. Die antiklinen Wände in Dermatogen und äußeren Periblemschichten stehen, da wo sich ein Blattwinkel bildet, schief zur Oberfläche (Fig. 13 *B* links und 13 *D* oben, S. 55). Dies läßt sich leicht nachahmen. Man zeichne auf den Schnitt eines Buches eine Reihe von Querlinien, falte dann ein ganzes Paket Blätter miteinander, und man wird sehen, daß sich die Linien schief zur Oberfläche stellen.

Bei der Faltung verdicken sich die äußeren Periblemschichten an den Stellen, wo sich der junge Blattwall hervorwölbt. Dadurch wird die perikline Schichtung vorübergehend gestört, stellt sich aber bald wieder her (Fig. 14 *H* bis *L*). Diese Störung — in der man häufig die Ursache der Blattbildung zu finden glaubt — steht wohl im Zusammenhang damit, daß die Schichten sich beim Wachsen aneinander anpassen müssen.

10. Faltung und Zellanordnung im Dermatogen.

Fig. 15 *F* und *G* zeigen die Zellanordnung im Dermatogen für den Vegetationspunkt von *Elodea densa.* Die Scheitelwölbung wird von relativ großen, unregelmäßigen Initialzellen eingenommen. An diese schließen sich kurze, 2 und 4 Zellen lange Reihen. In der

1) Man vergleiche auch die Antikline *1 1* in Fig. 14 *A* bis *D*.

unteren Hälfte des Vegetationspunktes kommen bereits Reihen von 16 Zellen Länge vor. Wandbrechungen finden sich in diesem Falle auch in der Region der Zellreihen. Auch hier finden wir, wie bei

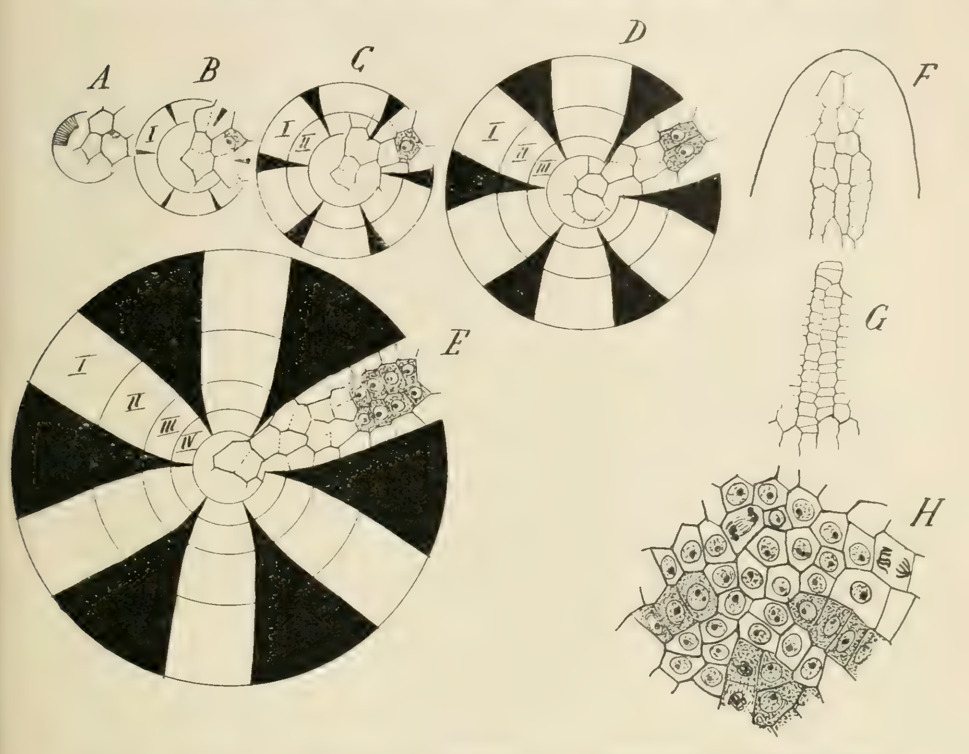


Fig. 15. *A* bis *E* = Schema für das Wachstum des Dermatogens von *Elodea densa*. *A* = Initialzone; in der schraffierten Randzone soll das Wachstum in radialer Richtung überwiegen, sie wird zur Zone *I* in Figur *B*. In Figur *C* bis *E* wird das Vorwiegen des radialen Wachstums immer ausgeprägter. Das eingezeichnete Zellnetz zeigt, wie am Rande der Initialzone Zellreihen entstehen. Durch Eintragen des Inhaltes sind die Entwicklungsstadien eines Zellkomplexes besonders hervorgehoben. Durch Ausschneiden und Zusammenfalten der Figuren *A* bis *E* erhält man körperliche Schemata. — *F* und *G* = Dermatogen von *Elodea densa* in Flächenansicht. *F* = Spitze des Vegetationskegels mit den ungeordneten, großen Initialen, daran anschließend Reihen von 2 und 4 Zellen Länge. *G* = Basis des Vegetationskegels mit längeren Zellreihen. 200 : 1. — *H* = Scheitelansicht eines Vegetationspunktes von *Lathyrus latifolius*. Ungeordnete Initialen und radiale Zellreihen. Zusammengehörige Zellgruppen durch Einzeichnen des Inhalts hervorgehoben. 400 : 1.

der Wurzelspitze, eine Initialregion mit Teilung der Zellen in verschiedener Richtung und anschließend eine Region der Zellreihen mit isokliner Teilung.

Die Form des ganzen Vegetationspunktes ändert sich hier ebensowenig, wie die Form der ganzen Wurzelspitze. Dennoch sind seine Teile alle in lebhaftem Formwechsel begriffen. Das Zentrum der Initialregion ist eine Scheibe mit flacher, uhrglasähnlicher Wölbung. Die ganze Initialregion, die nach einiger Zeit daraus hervorgegangen ist, hat bereits eine halbkugelähnliche Form. Noch später, wenn der betrachtete Zellkomplex auch die kurzen Reihen umfaßt, gleicht er einem Rotationsparaboloid. Ist schließlich aus den Initialen das Dermatogen des ganzen Vegetationspunktes hervorgegangen, so liegt ein langer Zylinder mit halbkugeliger Endfläche vor.

Zwischen der Richtung der Zellvermehrung innerhalb der Dermatogenfläche einerseits und der körperlichen Form derselben andererseits besteht ein inniger Zusammenhang. Wir machen uns denselben am besten dadurch klar, daß wir die Entstehung des Dermatogens in einer Reihe von Bildern nachkonstruieren (Fig. 15 *A* bis *E*). Die kleine Initialfläche in Figur *A* können wir als eben voraussetzen; die Flächenzunahme soll immer in allen Teilen gleich sein und nur verschieden auf die radiale und tangentiale Richtung verteilt werden. Während sich die Initialgruppe in *A* aus ihrer Mitte regeneriert, soll in einer ringförmigen Randzone die radiale Wachstumsrichtung bevorzugt sein, im Zusammenhang mit der allmählichen Veränderung in der Teilungsrichtung der Zellen. Um auf einem ebenen Blatt Papier weiter konstruieren zu können, zerlegen wir diesen Ring in 6 Stücke (1 Stück schraffiert in Figur *A*).

Der innere Teil von Figur *B* ist gleich der ganzen Figur *A*. Die nach außen geschobenen Stücke des Ringes können nicht mehr zusammenschließen, weil ihre Form verändert ist. Beim Übergang von *B* nach *C* werden die Lücken breiter, weil sich das Stück *I* nur noch wenig verbreitert hat; beim Übergang von *D* nach *E* endlich wächst das Stück *I* nur noch in radialer Richtung.

In die Figuren *A* bis *E* ist auch die Veränderung eines Zellnetzes eingezeichnet; durch Einzeichnung des Inhaltes ist die Abstammung von zwei Zellreihen besonders hervorgehoben.

Ein körperliches Bild der Veränderungen im Dermatogen kann man sich leicht dadurch verschaffen, daß man die Figuren *A* bis *E* ausschneidet und zu Modellen der verschiedenen Stadien zusammenfaltet.

Fig. 15 *H* ist die Scheitelansicht eines Vegetationspunktes von *Lathyrus latifolius*. Auch hier gehen aus ungeordneten Initialen

allmählich radiale Reihen hervor. N. J. C. Müller beschreibt dasselbe Verhalten für die Vegetationspunkte von *Fraxinus*[1]).

Die Schilderung des Dermatogens von *Elodea* benutze ich dazu, den Faltungsvorgang noch etwas näher zu charakterisieren; dabei versuche ich zugleich den kausalen Zusammenhang zwischen Zellanordnung und Körperform zu deuten.

Nur auf dem Schnittbild sieht die Faltung des Vegetationspunktes ähnlich aus wie eine Gebirgsfaltung. Der auffälligste Unterschied ist der, daß wir hier gleichzeitige Faltung nach verschiedenen Richtungen finden, dort ein Zusammenschieben in einer einzigen Richtung. Diese Differenz hängt zusammen mit einem verschiedenen Verhalten der einzelnen Flächenelemente.

Die Gebirgsfaltung können wir nachahmen mit Hilfe eines Paketes Papier; ist auf den Blättern eine Quadrateinteilung angebracht, so sehen wir dieselbe unverändert bestehen bleiben. In Fig. 15 wurde auch die Faltung des Vegetationspunktes mit Papier nachgeahmt; um dies möglich zu machen, mußte aber die Zeichnung zerschnitten werden. Anschaulicher ist ein Modell aus einem stark dehnbaren Körper. Man klebe eine Gummimembran zwischen zwei Kartons mit kreisförmigem Ausschnitt fest, zeichne zur Kontrolle eine Quadrateinteilung auf die Membran und stülpe sie durch Druck mit dem Finger zu einer Vegetationspunktform aus. Alle Flächenelemente wachsen, diejenigen am Scheitel behalten ihre Form, diejenigen am Rande werden in die Länge gezogen. Die starke Deformierbarkeit der Flächenelemente ist nach diesen Versuchen eine wesentliche Bedingung für einen Formwechsel, wie ihn das Dermatogen zeigt.

Bei der Veranschaulichung eines Lebensvorganges durch ein Experiment ist es angezeigt, immer auch die Unterschiede zwischen beiden hervorzuheben; denn ein ähnliches Resultat kann auf sehr verschiedene Weise zustande kommen. Beim Gummimodell liegt eine passive Dehnung vor; die Faltung des Dermatogens ist mit aktivem Wachstum verknüpft. Beim Modell beruht die Deformation auf einer einfachen physikalischen Eigenschaft des Materials, im Dermatogen dagegen auf der wechselnden Teilungsrichtung der Zellen.

---

1) N. J. C. Müller, 1866.

Weiter oben[1]) wurde abgeleitet, wie das Vorwiegen des Flächenwachstums zur Faltung der Meristemschichten führt. Dabei müssen innerhalb der einzelnen Schichten und zwischen denselben Zug- und Druckspannungen auftreten. Wir fragen, wie sich die Meristemzellen diesen Kräften gegenüber verhalten.

Die Mechanik unterscheidet elastische und plastische Körper. Bei den ersteren bewirken Zug und Druck nur vorübergehende Deformationen, die nach dem Wegnehmen der Kraft wieder verschwinden; bei den letzteren bleiben die Deformationen nach dem Wegnehmen der Kraft bestehen. Die wachsenden Dermatogenteile sind den faltenden Kräften gegenüber „plastisch". Während ein Dermatogenstück vom Scheitel des Vegetationspunktes zum Dermatogen einer ganzen Knospe wird, erleidet es äußerst komplizierte Faltungen, ohne daß dabei irgendwo größere, nachweisbare Spannungen auftreten. Das Wort „plastisch" ist dabei in übertragenem Sinne gebraucht; denn Zug und Druck wirken im wachsenden Meristem als Reize, welche die Wachstumsrichtung bestimmen.

Nach Kny[2]) findet die Zellvermehrung vorwiegend in der Richtung des Zuges oder auch in der Richtung des geringsten Druckes statt. Daraus erklärt sich zunächst die Deformierbarkeit der Dermatogenteile durch die faltenden Kräfte, dann aber auch der plastische Charakter dieser Deformation. Wenn Zug Wachstum in der Zugrichtung und Druck Wachstum senkrecht zur Druckrichtung zur Folge haben, so wird in beiden Fällen dem Anwachsen der Spannung entgegengearbeitet. Die Wachstumsrichtung paßt sich also automatisch an die vorhandenen Spannungen an[3]).

II. Das Zusammenwirken der Schichten. Theorie der Periklinalchimären.

Die bloße Herstellung der Periklinalchimären war ein entwicklungsmechanisches Experiment von großer Tragweite; es ist aber bisher noch nicht gelungen, daraus für die Theorie des Vegetationspunktes viel Nutzen zu ziehen.

Winkler sagt[4]): „Das Wachstum der Periklinalchimären ist

1) S. 63.

2) Siehe Winkler, Entwicklungsmechanik, 1913.

3) Vgl. Schüepp, 1912, S. 213.

4) Winkler, 1913, S. 27.

vollständig einheitlich, und die Zellteilungs- und Wachstumsvorgänge erfolgen in dem Vegetationspunkte, dessen Schichten und Zellen verschiedenen Arten angehören, durchaus ebenso wie in artreinen Vegetationspunkten." Bemerkenswert ist, daß die Pfropfbastarde morphologisch Zwischenformen zwischen den reinen Arten darstellen, aus denen sie bestehen[1]); bei *Solanum* finden wir Zwischenformen zwischen den ungeteilten Blättern von *S. nigrum* und den reichgegliederten von *S. lycopersicum.* Da die Blattgliederung in sehr jungen Entwicklungsstadien entsteht, ist anzunehmen, daß der ganze Formwechsel des Vegetationspunktes bei den beiden reinen Arten und bei ihren Pfropfbastarden in etwas verschiedener Weise verläuft. Ist dies richtig, so beweisen uns die vier verschiedenen Periklinalchimären von *Solanum nigrum* und *lycopersicum,* daß die Artmerkmale im Formwechsel teilweise schon durch das Dermatogen allein, in höherem Maße durch Dermatogen und äußerste Periblemschicht zusammen, daneben aber auch durch die inneren Teile des Meristems übertragen werden. Was aber für die Artunterschiede im Formwechsel gilt, gilt vermutlich auch für den Formwechsel überhaupt. Die Betrachtung der Periklinalchimären führt somit zu der Annahme, daß der Formwechsel auf einem Zusammenwirken aller Meristemschichten beruht; und zwar wird die gegenseitige Beeinflussung der Schichten bei den Chimären und den reinen Arten in derselben Weise erfolgen.

Das Problem scheint dadurch noch schwieriger zu werden, daß der anatomische Bau der Komponenten durch die Symbiose nicht verändert wird und daß die Rückschläge mit den Mutterarten vollkommen identisch sind. Artur Meyer[2]) sucht das Problem in folgender Weise aufzuklären. Bei einfacher Pfropfsymbiose findet keine Plasmaverbindung statt und darum bloß Beeinflussung durch „ergastische Stoffe" (Zuckerarten, Alkaloide). Bei den Periklinalchimären kommt es zu „spezifischer" Beeinflussung durch das Überwandern von „Zytoplasma-Vitülen" durch die hier vorhandenen Plasmodesmen. Dabei bleibt es aber unerklärt, daß diese „spezifische" Beeinflussung sich auf die morphologischen Merkmale beschränkt und die anatomischen unverändert läßt; eine Vereinfachung unserer Vorstellungen wird dadurch jedenfalls nicht erreicht.

---

1) Winkler, 1914.

2) Artur Meyer, 1914, S. 447.

Winkler hat sich bis jetzt nicht darüber geäußert, wodurch die gegenseitige Beeinflussung der Schichten eigentlich vermittelt wird. Buder sagt darüber[1]): „Mögen auch diese Prozesse auf dem Wege einer komplizierten Reizkette realisiert werden, so können wir doch das Resultat schon unter dem mehr mechanischen Gesichtspunkte eines Gleichgewichtszustandes zwischen den während des Auswachsens wirksamen Gewebespannungen der verschiedenen Schichten verstehen." Buder sucht sich also das verschiedene Verhalten der anatomischen und morphologischen Eigenschaften dadurch zu erklären, daß er die morphologische Beeinflussung auf Gewebespannungen zurückführt. Dadurch würde es jedenfalls verständlich gemacht, daß eine anatomische Beeinflussung fehlt und daß die Rückschläge vollkommen rein sind.

Die Theorie der Periklinalchimären, die ich im folgenden auseinandersetzen will, ist nichts anderes als die Theorie des Vegetationspunktes, die in den vorhergehenden Abschnitten enthalten ist; denn das Zusammenwirken der Schichten, das ich dabei annahm, läßt sich ganz darauf zurückführen, daß sie vereint wachsen und darum Zug- und Druckkräfte aufeinander ausüben. Was früher auf induktivem Wege stückweise aufgebaut wurde, soll hier, um die Leistungsfähigkeit der Theorie zu prüfen, in deduktiver Form zusammengefaßt werden.

Der Vegetationspunkt baut sich aus einem gleichförmigen Material auf, den Meristemzellen, die sich durch Wachstum und Teilung vermehren. Wir wollen voraussetzen, daß in der Vermehrungsintensität keine wesentlichen Differenzen auftreten[2]). Die Vermehrungsrichtung der einzelnen Zellen wird durch zwei verschiedene Reize bedingt. Eine Reizwirkung, die von der Oberfläche ausgeht, richtet die Achse der Teilungsfiguren parallel zur Oberfläche, sie bedingt das Vorwiegen des Flächenwachstums[3]). Eine zweite Reizwirkung wird durch schwache Gewebespannungen im Innern des Vegetationspunktes ausgelöst, sie sucht die Achse der Teilungsfiguren in die Richtung des größten Zuges oder des geringsten Druckes einzustellen. Über das Zusammenwirken der beiden Reize ist folgendes anzunehmen: Der Oberflächenreiz wirkt

1) Buder, 1915.

2) Begründung siehe Schüepp, 1914, S. 333.

3) Bei der Korkbildung ist die „Reizstimmung" verändert, der Oberflächenreiz richtet die Spindelfiguren senkrecht zur Fläche.

mit der größten Intensität in den äußeren Schichten; dort überwiegt sein Einfluß denjenigen von Zug und Druck in allen Fällen. Im Dermatogen erfolgt also die Zellvermehrung ausschließlich in der Richtung der Fläche, doch können Zug und Druck über die Teilungsrichtung innerhalb derselben entscheiden und die Deformation der Flächenelemente bewirken.

Im Innern, wo die Intensität des Oberflächenreizes geringer ist, können die beiden Reizwirkungen im Gleichgewicht sein; in manchen Fällen werden die mechanischen Reize die Oberhand gewinnen. Dabei wird es zu einer Verdickung der Meristemschichten kommen können (Spaltung der Periblemschichten im jungen Blattwall). Die Voraussetzungen entsprechen dem, was wir über das Zusammenwirken von Licht- und Schwerereiz wissen[1]).

Die beiden Reizwirkungen erklären die Abhängigkeit der Meristemzellen von ihrer Lage im ganzen Vegetationspunkt und ihre gegenseitige Anpassung beim Wachstum. Der Oberflächenreiz richtet das Wachstum der Meristemzellen parallel zur Fläche. Wächst eine Zelle unter diesem Einfluß zu einer kleinen Zellfläche heran, so erleidet sie damit eine beträchtliche Formveränderung. Aus den Formveränderungen aller Teile setzt sich der Formwechsel des ganzen Vegetationspunktes zusammen. Damit aber die Formwechsel der Teile miteinander harmonieren und sich glatt zu einem Ganzen zusammenfügen, muß ein weiterer Faktor hinzutreten. Das Wachstumsstreben der Teile wird zunächst zu Gewebespannungen führen. Diese werden ausgelöst zum Teil durch Verschiebungen, zum Teil durch Regulierung der Wachstumsrichtung durch Zug und Druck in den durch den Oberflächeneinfluß bestimmten Grenzen.

Die resultierende Formveränderung besteht in einer Faltung der Schichten; denn nur diese ermöglicht ein starkes Flächenwachstum der Schichten ohne entsprechende Dickenzunahme[2]). Die Deformierbarkeit der Flächenelemente (S. 67) erlaubt eine reiche Gliederung der Falten; die lokale Verdickung von Periblemschichten erleichtert die gegenseitige Anpassung.

Nach dieser Ansicht wirken tatsächlich alle Schichten beim Formwechsel zusammen. Das Dermatogen ist nicht bloß eine passive Hautschicht, die von dem aktiven Innern gedehnt wird; es

1) v. Guttenberg, 1907.

2) Vgl. oben S. 63 und Fig. 14, S. 57.

zeigt aktives Flächenwachstum und muß sich falten, um den Zusammenhang mit der innern Füllmasse bewahren zu können[1]). Andererseits wirken die inneren Teile auch nicht bloß als Füllmasse; ihre Elemente haben ihr eigenes Streben nach Formveränderung und das Dermatogen muß sich demselben seinerseits anpassen.

Die Pflanzengestalten — und somit auch der Formwechsel der Vegetationspunkte — sind erbliche Eigenschaften. In der obigen Theorie war aber nirgends von Vererbungsfaktoren die Rede. Diese sind jedoch nur scheinbar ausgeschaltet. Wir befinden uns in Übereinstimmung mit der modernen Vererbungslehre, wenn wir annehmen, daß nicht Formen, sondern Reaktionsfähigkeiten vererbt werden. Die Reaktionsfähigkeit der Meristemzellen auf den Oberflächenreiz und auf mechanische Spannungen sind als die wichtigsten erblichen Grundlagen für die Formbildung anzusehen.

Um Mißverständnisse nach Möglichkeit auszuschließen, will ich an dieser Stelle auch die Grenzen der Theorie hervorheben. Zunächst gilt sie nur für die Sproßvegetationspunkte der Angiospermen. Sie gilt streng nur für die nächste Umgebung des Vegetationspunktes, wo die Intercellularräume noch keine Rolle spielen und wo die Differenzierung der einzelnen Zellen noch nicht begonnen hat; denn sie setzt eine gleichmäßige Meristemmasse voraus. In welchem Umfange diese vorhanden ist und wie sie abgebaut wird, soll im folgenden Schlußabschnitt kurz geprüft werden.

Andererseits muß das Problem der Artunterschiede im Formwechsel zurzeit ungelöst bleiben. Es läßt sich wohl ableiten, daß Faltenbildung eintreten muß, nicht aber berechnen, wie diese im einzelnen verläuft; die mathematischen Schwierigkeiten, die sich einer solchen Rechnung auch im einfachsten Falle entgegenstellen, sind unüberwindlich. Mehr Aussicht auf Erfolg bietet jedenfalls der induktive Forschungsweg. Es gilt gesetzmäßige Beziehungen zu finden zwischen den cytologisch feststellbaren Eigenschaften der Meristemzellen und zwischen entsprechenden Eigentümlichkeiten im Formwechsel. Dafür fehlt vorderhand das Tatsachenmaterial.

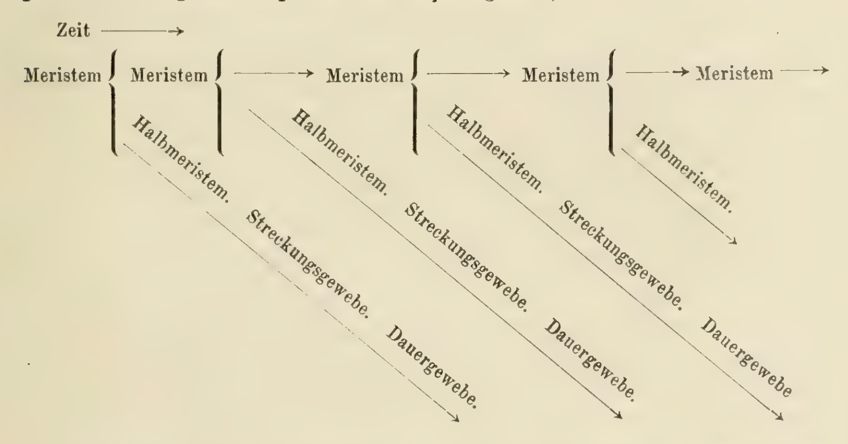
---

1) Schüepp, 1914, S. 336.

12. Die Verteilung der Wachstumszustände[1]).

In der Knospe finden sich Zellen in verschiedenen Wachstumszuständen. Der Vegetationspunkt, Teile der jungen Sproßglieder und die Anlagen der Achselsprosse bestehen aus „typischen Meristemzellen“, die dichtes Cytoplasma ohne Vakuolen aufweisen und sich beständig durch Teilung vermehren. Auch die anschließenden „halbmeristematischen“ Zellen teilen sich, zeigen aber daneben in der Bildung von Vakuolen die Anfänge des Streckungswachstums. In größerer Entfernung vom Vegetationspunkt folgt das reine „Streckungsgewebe“, das schließlich in „Dauergewebe“ übergeht.

Aus der allgemeinen Verteilung der Gewebearten in der Knospe folgt ihre genetische Beziehung. Das typische Meristem teilt sich immer wieder in Meristem und Halbmeristem, wie der Vegetationspunkt in Vegetationspunkt und Sproßglied[2]).



Wichtig ist der Umstand, daß ein Zellkomplex, der einmal den rein meristematischen Charakter verloren hat, bald auch zu Streckungsgewebe und zu Dauergewebe wird. Wenn die Entwicklungsrichtung zum Halbmeristem einmal eingeschlagen ist, so folgt in allen Fällen das gänzliche Erlöschen der Wachstumsfähigkeit in beschränkter Zeit nach. Bei Regenerationsprozessen wird sie nachträglich wieder erworben; doch spielen diese Fälle für unsere jetzigen Betrachtungen keine Rolle.

1) Vgl. Sachs, 1882, S. 499.

2) Vgl. das Schema auf S. 32.

Als Gewebeformen, in denen ein Zellkomplex dauernd verharren kann, bleiben somit nur zwei übrig, das wachsende typische Meristem einerseits und das ruhende Dauergewebe andererseits. Alles andere sind nur Übergangszustände vom ersten zum zweiten. Daraus ergibt sich die besondere Bedeutung des typischen Meristems. Es stellt das Reservematerial dar, von dem immer wieder Teile abgegeben werden, die zum Übergang in Dauergewebe bestimmt sind. Die Fähigkeit des Vegetationspunktes, ganze Sproßsysteme aufzubauen, beruht auf seiner Zusammensetzung aus Meristemzellen; die Blätter, die eine begrenzte Entwicklung haben, verlieren auch früh den meristematischen Charakter.

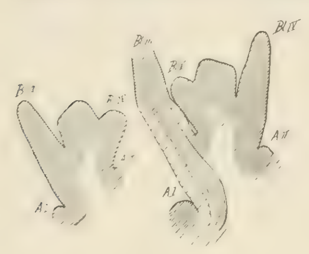


Fig. 16. Aufteilung des Meristems am Vegetationspunkt von *Lathyrus latifolius*. 50 : 1.
Links: Meristemkappe, umfassend den Vegetationspunkt, die Blätter *III* und *IV*, sowie die Achselsprosse von *A I* an. — Rechts: Derselbe Zellkomplex ein Plastochron später. Stark schraffiert die Teile, die meristematisch geblieben sind; schwach schraffiert die Teile, die im Verlauf des letzten Schrittes in Halbmeristem verwandelt wurden; längs schraffiert die Teile, die zum Prokambiumstrang umgebildet wurden.

Über die Bedingungen, die darüber entscheiden, ob eine typische Meristemzelle als solche weiterwächst oder ob sie in den halbmeristematischen Zustand übertritt, wissen wir noch gar nichts. Dagegen können wir jetzt schon die Frage prüfen, in welchem Verhältnis die morphologische Differenzierung in Vegetationspunkt und junge Sproßglieder und die physiologische Differenzierung in Meristem und Halbmeristem zueinander stehen[1]).

Fig. 16 links zeigt den Umfang der Meristemkappe an einem Medianschnitt von *Lathyrus latifolius*. Der Übergang vom Meristem zum Halbmeristem ist in Wirklichkeit ein allmählicher; er ist nur deutlichkeitshalber durch eine scharfe Linie dargestellt. Die Meristemkappe umfaßt den ganzen Vegetationspunkt, die 2 jüngsten Blätter und die 4 jüngsten Achselsprosse; im Plerom reicht das Halbmeristem bis nahe an den Scheitel heran. Fig. 16 rechts stellt den Zustand desselben Zellkomplexes nach einem Plastochron dar. Die Umrißlinien sind nach der früher beschriebenen Methode bestimmt (S. 31). Um über die

1) Über weitere physiologische Differenzierungen in der Knospe siehe Berthold, 1898.

Umwandlung des Gewebecharakters Aufschluß zu erhalten, übertragen wir die Grenzlinie des Meristems aus der Figur links in die Figur rechts. Im Plerom dringt die Grenzlinie bis in die Höhe des Winkels oberhalb Blatt *III* vor; sie zeigt links eine Knickung in der Höhe, in der rechts der Achselsproß *II* liegt; sie verläuft in einem Viertelskreis um den Achselsproß *II* und im Halbkreis um den Achselsproß *I*.

In Fig. 16 rechts sehen wir nun, welche Zellgruppen Meristem geblieben sind (dicht schraffiert), welche im letzten Plastochron in Halbmeristem verwandelt wurden (locker schraffiert) und welche zu einem Prokambiumstrang geworden sind (längs schraffiert). Die Gewebeumwandlung schreitet danach im allgemeinen von unten nach oben fort; sie dringt im Plerom weiter scheitelwärts vor, als in den Periblemschichten. Andererseits ergreift sie aber auch vielfach die Spitzen der Blattorgane von oben her. Die einheitliche Meristemkappe wird aufgeteilt in Halbmeristem, eine neue Meristemkappe des Vegetationspunktes und in die Meristemgruppen der einzelnen Blattglieder und Achselsprosse. Die Meristemkomplexe in den Blättern werden bald ganz umgewandelt; an den Achselsprossen wiederholt sich die Entwicklung des Hauptsprosses.

Soweit meine Erfahrung reicht, gilt allgemein der Satz: Der Formwechsel, der die äußerliche Gliederung in Vegetationspunkt und Sproß hervorbringt, erfolgt in einem geschlossenen Komplex typischer Meristemzellen. Erst nachträglich — und offenbar in Abhängigkeit von der schon erreichten Formgliederung — kommt es zur Aufteilung des Meristems in einzelne Teile. Hypothesen über die Natur dieser Abhängigkeit aufzustellen, wird erst dann einen Sinn haben, wenn durch umfangreiche Einzeluntersuchungen allgemeine Gesetzmäßigkeiten gefunden sind.

Die Anschauung, daß die äußere Differenzierung des Vegetationspunktes die primäre, die innere Differenzierung die davon abhängige sekundäre Erscheinung sei, bedeutet eine Umkehrung des gewohnten entwicklungsgeschichtlichen Denkens; diese Umkehrung hat aber zu einer Theorie des Vegetationspunktes geführt, welche den Übergang desselben aus dem undifferenzierten in einen differenzierten Zustand zu erklären vermag. Ich schließe mit dem Wunsche, daß dadurch das Interesse für Studien am Vegetationspunkte neu belebt werde.

Zusammenfassung.

Methodik.

1. In Knospen mit unbegrenztem Wachstum gliedert der Vegetationspunkt periodisch, in Abständen eines „Plastochrons“ oder „Schrittes“, die Anlagen der Sproßglieder ab. Dieselben passieren irgend eine Entwicklungsstufe in Zeitabständen von ein Plastochron. Umfassende Beobachtungen über Knospenentfaltung und Lebendbeobachtung des Vegetationspunktes von *Lathyrus sativus* bestätigen dies.

2. Auf Grund von Satz 1 kann eine Ansicht einer Knospe in eine Bilderreihe zerlegt werden, die das Wachstum eines Zellkomplexes von Plastochron zu Plastochron darstellt. Dabei sind die Symmetrieverhältnisse zu beachten. Die Veränderungen innerhalb eines Plastochrons sind aus den Ansichten einer größeren Zahl von Knospen abzuleiten, die ohne Auswahl herausgegriffen werden.

3. Die Veränderungen im Innern eines Vegetationskegels lassen sich aus dem Grundsatz ableiten, daß das Ganze immer wieder aus einem Teil regeneriert wird. Als Beispiel wird die Entstehung der Wurzelspitze von *Helianthus* aus den ungeordneten Initialen durch eine Reihe nicht schematisierter Bilder dargestellt.

Resultate.

4. Das Plastochron variiert von $^1/_3$ Tag *(Selaginella caesia)* bis zu einem Jahr *(Pteris aquilina)*. (Vgl. S. 28.)

5. Die Zahl der gleichzeitig wachsenden Sproßglieder in einer Knospe variiert von 90 *(Capsella)* und 40—50 *(Elodea)* bis herunter auf 1—2 *(Mesembryanthemum pseudotruncatellum)*. Dieser Unterschied hängt damit zusammen, daß der Vegetationspunkt beim *Elodea*-Typus jeweils nur $^1/_{10}$ seines Materials an das junge Sproßglied verliert, beim *Mesembryanthemum*-Typus dagegen $^9/_{10}$. Beim *Mesembryanthemum*-Typus treten scheinbare Ruheperioden auf.

6. Der Sproßvegetationspunkt zeigt ein beständiges gleichmäßiges Fortschreiten in der Gliederung der Oberfläche; er kann nicht wachsen, ohne sich immer wieder zu teilen.

7. Die einzelnen Meristemteile wachsen vorwiegend oder ausschließlich in der Richtung parallel zur Oberfläche. Damit stehen

die folgenden drei Tatsachen im Zusammenhang: der Aufbau des Vegetationspunktes und des ganzen Sprosses aus Schichten von verschiedener Abstammung, das Sachssche Gesetz der Zellanordnung, die starke Oberflächenentwicklung der Sprosse.

8. Am Vegetationspunkt von *Elodea* wird ein kausaler Zusammenhang zwischen der Faltung des Dermatogens und der Teilungsrichtung innerhalb der Fläche nachgewiesen.

9. Die Differenzierung des Meristems in Meristem und Halbmeristem, das dann ins reine Streckungswachstum übertritt, folgt der Differenzierung des Vegetationspunktes in Vegetationspunkt und junge Sproßglieder nach.

Theorie.

10. Ein von der Oberfläche ausgehender Reiz richtet die Teilungsspindeln der Meristemzellen parallel zur Oberfläche und bedingt so das Flächenwachstum derselben. Starke Flächenzunahme der Meristemschichten ohne entsprechende Verdickung wird ermöglicht durch Faltung derselben. Die schwachen Gewebespannungen, die dabei auftreten, wirken ihrerseits als Reize für die Einstellung der Teilungsspindeln und führen dadurch zur Anpassung der Teile aneinander.

11. Die periodische Differenzierung des Vegetationspunktes ist eine primäre, sie erfolgt unter der dauernden Einwirkung eines Oberflächenreizes auf die Teilungsrichtung der Meristemzellen.

12. Die Theorie gilt ohne Veränderung auch für die Periklinalchimären.

Literatur-Verzeichnis.

Askenasy, E., Über eine neue Methode, um die Verteilung der Wachstumsintensität in wachsenden Teilen zu bestimmen. Verh. d. naturhist.-med. Vereins z. Heidelberg, N. F. II, 1880, S. 70.

Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation I. Leipzig 1898.

Buder, J., Chimären und Pfropfmischlinge. Die Naturwissenschaften, 1915, Heft 1—3.

Giesenhagen, K., Studien über die Zellteilung im Pflanzenreich. Ein Beitrag zur Entwicklungsmechanik vegetabilischer Gewebe. Stuttgart 1905.

Giesenhagen, K., Die Richtung der Teilungswände in Pflanzenzellen. Flora, Bd. 99, 1909, S. 355.

Goebel, K., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Berlin 1883.

— —, Organographie der Pflanzen. I. Allgemeine Organographie, 3. Aufl. Jena 1913.

v. Guttenberg, H., Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, 1907, S. 193.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1884.

Hauri, H., *Anabasis aretioides* Moq. et Coss., eine Polsterpflanze der algerischen Sahara. Beih. z. bot. Zentralbl., I, Bd. 28, 1912.

Herbst, C., Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Tiere. Handwörterb. d. Naturw., III, 1913, S. 542.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. Jena 1913.

Klein, Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. Bot. Ztg., Bd. 42, 1884, S. 577.

Lundegårdh, H., Das Wachstum des Vegetationspunktes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 32, 1914, S. 77.

Magnus, W., Über zellenförmige Selbstdifferenzierung aus flüssiger Materie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 31, 1913, S. 290.

Meyer, A., Notiz über die Bedeutung der Plasmaverbindungen für die Pfropfbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 32, 1914, S. 447.

Müller, N. J. C., Das Wachstum der Vegetationspunkte von Pflanzen mit dekussierter Blattstellung. Jahrb. f. wiss. Bot, Bd. 5, 1866, S. 247.

Munk, M., Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität, daran anschließend: Weitere Untersuchungen über die Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. Biol. Zentralbl., Bd. 34, 1914, S. 621.

Nonweiler, G., Morphologische und physiologische Untersuchungen an *Chara strigosa* Braun. Dissertation. Zürich 1907.

Sachs, J., Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg, II, 1878, S. 46.

— —, Über Zellenanordnung und Wachstum. Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg, II, 1879, S. 185.

— —, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.

— — Physiologische Notizen. VIII. Mechanomorphose und Phylogenie. Flora, Bd. 78, 1894, S. 215.

Schüepp, O., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsblüte. Beih. z. bot. Zentralbl., Bd. 28, 1912, S. 195.

— —, Beobachtung des lebenden Vegetationspunktes. Verh. schweiz. naturforsch. Ges., II, 1913, S. 217.

— —, Wachstum und Formwechsel des Sproßvegetationspunktes der Angiospermen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 32, 1914, S. 328.

Summers, F., On the Occurence of Lens-cells in the Epidermis of *Mesembryanthemum pseudotruncatellum*. Annals of Botany, Bd. 25, 1911, S. 1137.

Tiegs, E., Beiträge zur Kenntnis der Entstehung und des Wachstums der Wurzelhaube einiger Leguminosen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 52, 1913, S. 622.

Vöchting, H., Über den Sproßscheitel der *Linaria spuria*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, 1907, S. 193.

Westermaier, Über die Wachstumsintensität der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 12, 1881, S. 439.

Winkler, H., Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Pflanzen. Handwörterb. d. Naturwiss., III, 1913, S. 542.

— —, Transplantation, Pfropfung, Pfropfbastarde. Handwörterb. d. Naturwiss., X, S. 18.

— —, Die Chimärenforschung als Methode der experimentellen Biologie. Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. Würzburg, Jahrgang 1913.

Über Blütenbewegungen und Tropismen bei Anemone nemorosa.

Von

Henrik Lundegårdh.

Mit 10 Textfiguren.

An feuchten, nach Süden schauenden Abhängen oder an Lichtungen im Laubwalde, wo *Anemone nemorosa* in ansehnlichen Mengen vorkommt, wird man gewahr, daß alle Blüten am Mittag gegen die Sonne gewendet sind (vgl. Fig. 1). Die Krone ist dabei weit ge-



Fig. 1. Decke von *Anemone nemorosa* auf feuchtem Boden zwischen Beständen von *Alnus glutinosa*. Bild von Süden aufgenommen, um die Lichtdrehung der Blütenstiele zu veranschaulichen.

öffnet, die Befruchtungsorgane wie an einem abgedeckten Fasse exponierend, und die ganze Blüte wird von dem geraden, ungefähr in der Richtung der Sonnenstrahlen stehenden Stiel getragen. Der Blütenstiel hat seinen Ansatzpunkt an der Stelle, wo die drei den gewöhnlichen Laubblättern ähnelnden Hochblätter befestigt sind; diese werden wiederum von einem längeren und dickeren Stiel getragen, den ich im folgenden der Einfachheit halber „Stengel" nenne. Dieser dem Rhizom entspringende Stengel steht nicht derart in der Richtung der Sonnenstrahlen wie der Blütenstiel, doch ist er mehr oder weniger geneigt und zwar nach dem stärksten diffusen Lichte. Eine weitere Verschiedenheit zwischen dem eigentlichen Blütenstiel und dem Stengel tritt am Abend oder bei trübem,



Fig. 2. Fig. 3.
Anemone nemorosa in Tagstellung und Nachtstellung. Nach Photographie.

regnerischem Wetter hervor, indem sich dann der Blütenstiel unter die sich verschließende Blumenkrone umbiegt, während der Stengel in der früheren Lage verharrt (siehe Fig. 2 und 3).

Direkte Beobachtungen in der Natur — daß die Blüte am Tage geöffnet und aufrecht, in der Nacht und bei Regenwetter geschlossen und heruntergebogen ist — scheinen zu zeigen, daß *Anemone nemorosa* zu den tageblühenden Pflanzen gehört, deren Bewegungen von Lichtverhältnissen reguliert werden. Eingehendere Untersuchungen zeigen jedoch, daß die Schlafbewegungen thermonastisch sind. Außerdem weist der Blütenstiel starke phototropische Reizbewegungen auf. Ehe wir auf die Schilderung der nastischen Bewegungen eingehen, seien einige Bemerkungen über den Zuwachs

und die tropistische Reizbarkeit des Stengels und des Blütenstiels vorangeschickt.

Blütenstiel und Stengel besitzen beide ziemlich ausgedehnte, apikal belegene Wachstumszonen, doch findet das stärkste Wachstum an der Spitze statt, also beim Stengel dicht unter dem Ansatzpunkt der Hochblätter, beim Stiel dicht unter der Blütenkrone. Um die Verteilung des Zuwachses zu ermitteln, wurden in gewohnter Weise Tuschemarken in einer Entfernung von 2 oder 5 mm voneinander angebracht.

Versuch 1.

Zuwachs eines Blütenstiels in 6 Tagen.
Jede Zone ursprünglich = 2 mm. Numerierung von unten nach oben.

Zone	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Länge in mm .	2	2	2	2	2,5	> 2,5	3	3,2	3,2	4,6	4,3	5,5	6,5

Versuch 2.

Wachstumsverteilung im oberen Teile eines Stengels.
Jede Zone ursprünglich = 5 mm. Versuchsdauer: 9 Tage (Mitte April).

Zone	1	2	3	4	5	6
Länge in mm .	5,8	5,4	6,5	< 8	< 9	9

Obwohl in Erde eingepflanzte Stöcke von *A. nemorosa* sich wochenlang in völliger Dunkelheit erhalten, ohne daß die Blätter oder Blüten welken (obwohl die ersteren natürlich stärkefrei werden), wird doch das Wachstum bei völligem Abschluß des Lichtes bedeutend gehemmt. Während ein hell beleuchtetes, eben den Knospenzustand verlassendes Exemplar in zwei Tagen eine Verlängerung des Blütenstiels und des Stengels um 60 % bezw. 7,5 % aufwies, waren an einem gleichen, in Dunkelheit wachsenden Exemplare in neun Tagen nur Verlängerungen von 6 % für den Blütenstiel und 5 % für den Stengel zu verzeichnen — also eine sehr beträchtliche Hemmung[1]).

1) Wird ein derart im Wachstum gehemmter Blütenstiel später beleuchtet (z. B. nur mit Petroleumlicht), so wird das Wachstum wieder aufgenommen, erreicht jedoch bei

Ob auch bei schwacher Beleuchtung eine Hemmung des Wachstums stattfindet, wurde nicht besonders untersucht, erscheint doch wahrscheinlich aus dem Umstand, daß die Pflanze an schattigen Standorten (z. B. an kleinen, offenen Plätzen in einem Fichtenbestand) kümmerlich gedeiht und weder die Blätter an Größe und Form noch die Blüten an Größe und Petalenzahl mit den in der Sonne wachsenden Exemplaren verglichen werden können. *A. nemorosa* ist, wie die Frühlingspflanzen im allgemeinen, ein typisches, die Sonne liebendes Gewächs; da sie aber zugleich großer Boden- und Luftfeuchtigkeit bedürftig ist, verbreitet sie sich am meisten in tief belegenen Partien der Laubwälder, die vor der Beblätterung der Bodenvegetation wenig Licht entziehen. Eine Entwicklungshemmung wurde nur bei gleichzeitiger Sonnenbeleuchtung und Bodentrockenheit beobachtet, weshalb man die Vermutung aufstellen könnte, daß die Strahlen des Spektrums für eine dergleichen Frühlingspflanze nur schädlich sind, wenn sie zu starke Erwärmung herbeiführen, was offenbar im Freien zu dieser Zeit selten vorkommt. Die Anregung des Wachstums durchs Licht, die Thermonastie und der starke positive Phototropismus des Blütenstiels sind sämtlich als Anpassungen an die natürlichen Bedingungen des Frühlingslebens anzusehen. —

Die Blütenknospe ist meistens — doch nicht immer — gegen den Boden geneigt. Wahrscheinlich handelt es sich hier um eine von den bekannten Anpassungen, welche scheitelständige Organe am Keimling gegen den schädigenden Einfluß der zu durchbrechenden Erdschicht schützen. Die Krümmung dauert allerdings recht lange fort und wird in der Regel erst kurz vor dem Blühen ausgeglichen. Dieser Krümmungsausgleich — also die Geradestreckung des Stiels — erfolgt autonom durch Autotropismus. Er findet nämlich nicht nur im Dunkeln und bei allseitiger Beleuchtung an vertikaler Klinostatenachse mit $^1/_2$ Stunde Umdrehungsgeschwindigkeit statt, sondern vollzieht sich auch ohne Geotropismus, d. h. an horizontaler Klinostatenachse, mit etwa 35 Minuten Umdrehungsgeschwindigkeit. Der junge, gebogene, etwa 10 mm lange Blütenstiel ist überhaupt nicht geotropisch oder heliotropisch empfindlich, das wird er erst nach der Geradestreckung, wenn zugleich das

weitem nicht normale Geschwindigkeit. Die Hemmung in der Dunkelheit ist also keine einfache Verzögerung des Entwicklungsganges, sondern greift tief in die Wachstumsprozesse überhaupt ein.

schnelle Längenwachstum einsetzt. Die tropistische Empfindlichkeit dauert dann während des ganzen Blühens, das bis auf 2 Wochen dauern kann und wobei der Stiel häufig 60—80 mm Länge erreicht, fort.

Der Blütenstiel ist überhaupt wenig geotropisch empfindlich. Abends wurde eine Pflanze in horizontaler Lage am Ansatzpunkt des Blütenstiels fixiert. Die überneigende Blüte hatte sich im Laufe der Nacht nicht aufgerichtet, erst am Vormittag war eine Krümmung zu beobachten und zwar eine heliotropische, indem die Blüte ans Licht gedreht wurde.

Der Stengel hingegen besitzt einen für derartige oberirdische Tragorgane normalen negativen Geotropismus, dessen Stärke jedoch, wie bei allen auf Wachstum beruhenden Krümmungsvorgängen, von der Intensität des Wachstums, folglich indirekt von Beleuchtung



Fig. 4. Geotropische Aufkrümmung einer Pflanze im Dunkeln.

und Temperatur abhängt. In Dunkelheit erfolgt daher das Aufrichten eines horizontal gelegten Stengels sehr langsam. In dem in Fig. 4 dargestellten Fall, wo eine am Abend frisch aus dem Walde geholte Pflanze in die Dunkelkammer gebracht wurde, hatte sie sich im Laufe von 2 Tagen aus der horizontalen in eine schräge Lage von 62° aufgekrümmt. Erst nach weiteren 2 Tagen betrug die Krümmung 86°. Die Bewegung wurde dabei ausschließlich von dem Stengel ausgeführt und zwar von dem oberen, noch wachsenden Teil, an dessen am langsamsten wachsender Zone die Krümmung am Ende fixiert wird (vgl. Fig. 4). Wie gehemmt der Vorgang hier war, kann man daraus entnehmen, daß der Blütenstiel sich in den ersten 2 Tagen nur von 29 bis 32 mm verlängert hatte (vgl. hierzu die oben relatierten Versuche 1 und 2) und in den darauffolgenden 2 Tagen im Wachstum völlig stillstand.

In bezug auf das Licht verhalten sich Stiel und Stengel umgekehrt als hinsichtlich der Schwere, indem der Stengel viel schwächer phototropisch reagiert als der Blütenstiel.

Auf den Blütenstiel der in Fig. 4 abgebildeten Pflanze wurde ein Bündel Licht von einer Petroleumlampe (Stärke etwa 30 NK.) senkrecht geworfen, alle übrigen Teile der Pflanze im Dunkeln gehalten. In 2 1/2 Stunden wurde eine Abweichung von 10° in der Richtung gegen die Lichtquelle erzielt. Noch kräftiger wirkte natürlich diffuses Tageslicht ein, indem dabei in 3 Stunden eine Abweichung von 25° stattfand. Während dieses etwa 5 Stunden dauernden Versuchs war der Blütenstiel um etwa 6 % gewachsen, also etwa ebensoviel wie während 2tägiger Verdunkelung. — In anderen Versuchen mit vorher in Dunkelheit gehaltenen Pflanzen wurden ähnliche Ergebnisse erzielt, doch scheint die phototropische Empfindlichkeit um so geringer zu sein, je länger die Verdunkelung gedauert hatte.

Die phototropische Krümmung wird natürlich von dem oberen Teil des Stiels zuerst ausgeführt, um sich über die Basis allmählich (bei längerer Belichtung) zu verbreitern. Versuche über die Verteilung der Sensibilität habe ich nicht angestellt, nur soviel wurde ermittelt, daß die Blütenteile keinen Lichtreiz zu empfangen fähig sind. Auch besitzen weder die Kronenblätter noch die Staubblätter sichtbare phototropische Empfindlichkeit (Krümmungsfähigkeit).

Die größte phototropische Reaktionsgeschwindigkeit des Blütenstiels wurde unter dem Einfluß direkten Sonnenlichts beobachtet. Aus folgendem Versuch ersieht man zugleich die bedeutend geringere Empfindlichkeit des Stengels.

Versuch 3.

Krone weit geöffnet. Einfallwinkel der Sonnenstrahlen = 60°. Temperatur: 19° C.

Zeit	Ablenkung	
	Blütenstiel	Stengel
0 Minute	0°	0°
10 Minuten	9°	0°
24 „	18°	< 2°
33 „	32°	2°
45 „	40°	4°
65 „	50°	8°

Bei hinreichend langer Versuchsdauer krümmt sich schließlich auch der Stengel in die Richtung der Lichtstrahlen (Fig. 5). Im Freien an offenen Plätzen im Walde und namentlich am Waldesrand sind die Stengel und Blattstiele mehr oder weniger gegen Süden verneigt, ihrem nicht allzu starken Phototropismus entsprechend.



Fig. 5. Heliotropische Krümmung einer Pflanze bei horizontaler Tagesbeleuchtung.

Durch verschiedene Versuche wurde festgestellt, daß der Blütenstiel in bezug auf den Phototropismus radiär ist. Abends richten sich die umgebogenen Blütenstiele eines Bestandes meistens nach einer Seite, was indessen auf der Lichtrichtung am Tage beruht. Die Biegungsebene bei der nastischen Bewegung läßt sich durch vorherige Belichtung beliebig verändern. In Fig. 6 würde sich die Blüte links abends nach der linken Seite verneigen. Nachmittags wurde sie aber mittels von der rechten Seite einströmenden Lichtes beleuchtet, was eine (recht langsame, da erst direktes Sonnenlicht schnelle Bewegungen zur Folge hat) phototropische Krümmung veranlaßte, so daß am Abend des folgenden Tages sich die nastische

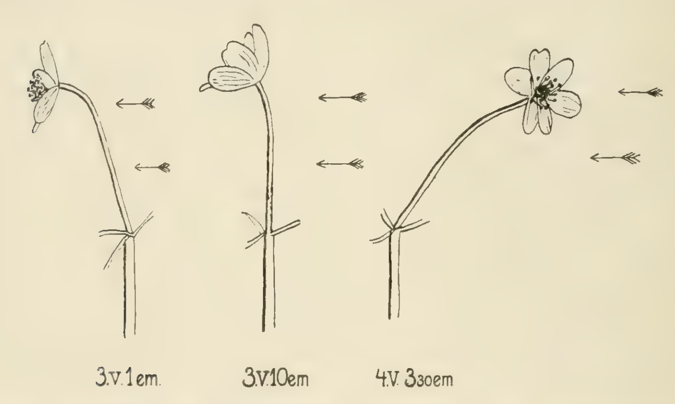


Fig. 6. Darstellung des phototropischen Krümmungsprozesses eines Blütenstiels. Zugleich die Veränderung der nyktinastischen Krümmungsebene demonstrierend.

Verbiegung nach rechts vollzog (vgl. die Fig. 6). Auch ein in umgekehrter Lage herabhängender Blütenstiel wird z. B. bei horizontaler Beleuchtung hinaufgerichtet (siehe Fig. 7). — Durch andere Versuche wurde festgestellt, daß der Blütenstiel kein bemerkbares

thermotropisches Vermögen besitzt. Die Blüte dreht sich nicht gegen eine Wärmequelle, sie mag viel oder wenig Wärme ausstrahlen; an der tropistischen Krümmung bei direkter Sonnen-



Fig. 7. Phototropische Aufkrümmung eines Blütenstiels.

beleuchtung sind folglich nicht (wie man vielleicht glauben könnte) die dunklen Wärmestrahlen mitbeteiligt.

Was nun die nastischen Bewegungen der Blüte und des Stiels anbetrifft, so werden sie weder von der Schwere noch von der Lichtrichtung beeinflußt.

Daß die Schwerewirkung ohne Belang ist, wurde durch Versuche an horizontaler Klinostatenachse bewiesen. In Fig. 8 ist das Ergebnis eines derartigen Versuches abgebildet worden. Eine knospende, im Schatten aufgewachsene Pflanze wurde in einem Topf an der Klinostatenachse befestigt, deren Umdrehungszeit etwa 35 Minuten betrug (Fig. 8 *a*). Der Versuch begann am 28. April um 3 Uhr. Nach 24 Stunden war die (autonome) Krümmung des Stiels autotropisch ausgeglichen und die Blüte hatte sich geöffnet; also normale Tagstellung (Fig. 8 *b*). Abends um 10 Uhr hatte sich der Stiel wieder gekrümmt und die Blüte war halb verschlossen (Fig. 8 *c*). Folgenden Tag um 1 Uhr Nachm. war der Stiel wieder gerade und die Blüte geöffnet (Fig. 8 *d*). Der Apparat war in einem recht dunklen, in der Nacht nicht geheizten Zimmer aufgestellt.

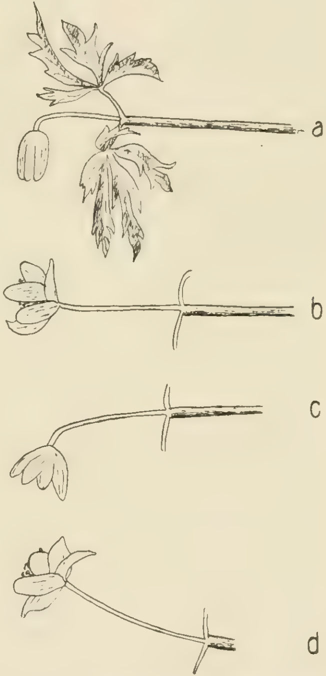


Fig. 8. Nyktinastische Bewegungen der Kelchblätter und des Stiels auf der horizontalen Klinostatenachse. Erklärung im Text.

Um den Einfluß allseitiger Beleuchtung auf die Schlafbewegungen zu ermitteln, wurden Pflanzen an einem SO.-Fenster auf einer horizontalen Klinostatenachse (mit einer Umdrehung in 30 Minuten) befestigt. Auch hier traten die nastischen Bewegungen in normaler Weise ein.

Daß die Bewegungen der Kronenblätter und des Blütenstiels wenigstens zum großen Teil durch die Temperatur bedingt sind, erhellt daraus, daß eine draußen bei kühlem (7° C) und trübem Wetter schlafende Pflanze, ins geheizte Zimmer (15—17° C) unter einen undurchsichtigen Rezipient gebracht, sich aufzurichten und zu öffnen begann, so daß sie nach ein paar Stunden ein Aussehen wie in Fig. 9 *b* hatte. Daß sich die Blüten im hellen Sonnenschein aufrichten und öffnen, dagegen abends oder bei trübem Wetter sich verschließen und verbeugen, ist folglich nicht den wechselnden Beleuchtungsverhältnissen, sondern den mit dem Wechsel von Tag und Nacht verbundenen Temperaturschwankungen zuzuschreiben. Allerdings dürfte es schwierig sein, bei den hohen Lichtintensitäten, denen die Pflanze überhaupt angepaßt ist, zu untersuchen, wie sie sich beim Wechsel von allein den hellen Partien des Sonnenlichts verhält. Die Möglichkeit, daß *A. nemorosa* in der Natur zugleich photo- und thermonastisch reagiert, kann also nicht ausgeschlossen werden[1]).

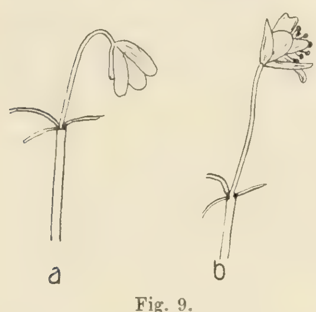


Fig. 9.
Thermonastisches Aufkrümmen des Stiels und Öffnen der Blüte im Dunkeln beim Erhöhen der Temperatur von 7° auf 17° C.

Die nastischen Bewegungen am Abend weisen ihre größte Amplitude auf, wenn die Pflanze am Tage stark von der Sonne beleuchtet wurde. Sie erscheint dann am Abend wie ganz „erschöpft", weil die sich verschließende Blüte sehr tief verbeugt. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, daß die Nastie Wachs-

1) Diese mögliche Photonastie kann allerdings nicht sehr hervortretend sein. Das beweisen, außer den oben genannten, andere Experimente, in denen die Blüte allein verdunkelt wurde, während Stiel und Blätter in heller Beleuchtung standen. Diese verdunkelte Blüte führte genau dieselben Bewegungen aus wie eine demselben Rhizom entspringende ganz belichtete Pflanze. — Was den Stiel anbetrifft, so wirkt hier offenbar in der Natur zur Erreichung der Tagstellung Nyktinastie und Phototropismus zusammen — experimentell kann der letztere ausgeschaltet werden, ohne daß die Geradestreckung ausbleibt (vgl. oben).

tum voraussetzt und dieses ist bei heller Beleuchtung am intensivsten. Betreffs der Bewegungen der Kronenblätter bedarf wohl die Frage kaum der Untersuchung; in allen ähnlichen Fällen, wie z. B. bei der Tulpe, *Nymphaea* u. a., vollzieht sich das Öffnen und Schließen der Blüte auf Grund von verschiedenartigem, durch Licht- oder Temperaturwechsel veranlaßtem Wachstum der Ober- und Unterseite der Kronenblätter. Fälle von nastischen Bewegungen des Blütenstiels dürften dagegen viel seltener vorkommen, weshalb eine nähere Untersuchung der Bewegungsmechanik hier erwünschenswert wäre.

Die Bewegungen des Blütenstiels könnten in folgender Weise zustande kommen: 1. Durch Veränderung der relativen Wachstumsgeschwindigkeit der Ober- oder Unterseite (Beschleunigung oder Hemmung); 2. durch einseitige Veränderungen des Turgordrucks; 3. durch allseitige Turgorsenkung oder -erhöhung. — Welche von den drei Möglichkeiten in Wirklichkeit zutrifft, habe ich leider noch nicht ganz sicher nachweisen können, weil die Bewegungen teils sehr langsam vor sich gehen, teils großen Schwankungen unterliegen. Indirekt läßt sich doch mit gewisser Wahrscheinlichkeit auf die eine oder die andere Bewegungsart schließen.

Außer den erwähnten drei Möglichkeiten ließe sich wohl eine vierte denken, daß nämlich die Stielbewegungen durch zusammenwirkenden Autotropismus und Phototropismus zustande kämen, in der Art nämlich, daß der Stiel ein autonomes Krümmungsbestreben besäße, welches in hellem Licht von seinem oben nachgewiesenen starken positiven Phototropismus überwunden würde. Diese Möglichkeit wird jedoch durch das oben relatierte Klinostatenexperiment (vgl. Fig. 8) ausgeschlossen. Außerdem ist der Stiel anatomisch radiär gebaut, ferner kann, wie vorher nachgewiesen (vgl. Fig. 6), die Krümmungsebene völlig beliebig verändert werden, was der Annahme einer physiologischen Dorsiventralität widersprechen würde.

Zwischen den oben genannten drei Möglichkeiten kann eine gewisse Entscheidung getroffen werden durch Untersuchung der Biegungsfestigkeit des Blattstiels in aufrechter und in „schlafender" Stellung. Zwecks einer Prüfung der Biegungsfestigkeit wurde eine möglichst einfache Methode gewählt, indem der Unterschied in dem Neigungswinkel des oberen Teils des Blütenstiels bei zwei gegeneinander senkrechten Lagen der Versuchspflanze bestimmt wurde. Bei hoher Biegungsfestigkeit des Stiels wird offenbar dieser Unterschied klein, bei geringerer Biegungsfestigkeit offenbar groß ausfallen.

In Fig. 10 ist ein Versuch mit zwei Pflanzen schematisch wiedergegeben. Aus der Figur erhellt, daß der Winkelunterschied nachmittags größer ist als am Abend, folglich ist die Biegungsfestigkeit des Stiels kleiner in Tagstellung als in Schlafstellung der Blüte.

Diese Tatsache beweist, daß die nyktinastischen Bewegungen nicht durch allseitige Turgorschwankungen verursacht sein können; denn in diesem Falle müßte natürlich die Biegungsfestigkeit des Stiels abends kleiner als am Tage sein. Dagegen kann durch unseren Versuch zwischen der ersten und der zweiten Möglichkeit nicht ganz entschieden werden, weil ja eine Krümmung des Stiels nach unten nicht nur durch Turgorsenkung an der Unterseite, sondern auch durch Turgorerhöhung an der Oberseite bewirkt würde. Für das Zutreffen der ersten Möglichkeit spricht doch der Umstand, daß der Stiel in ganz derselben Weise wie die Blüte bei andauernder Dunkelheit, also bei eingestelltem Wachstum, starr wird. Dabei steht er ganz aufrecht, folglich in Tagstellung.

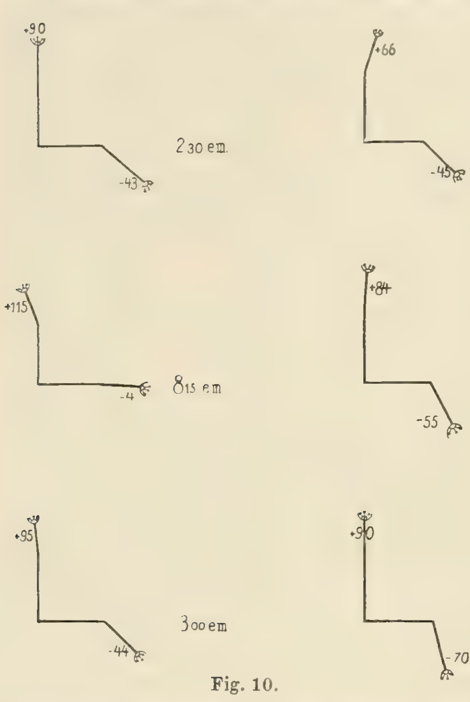


Fig. 10.
Schematische Darstellung von zwei Versuchen über die Variation der Biegungsfestigkeit des Blütenstiels. Die Ziffern geben die jeweilige Lage des oberen Stielteiles bei vertikaler bezw. horizontaler Stellung des unteren Stielteiles an. Die Krümmung ist in der Natur mehr oder weniger parabolisch, betrifft aber nur den mittleren Stielteil.

Dieselbe Art von Starre, verbunden mit gehemmtem Wachstum, tritt auch an Stielen ein, denen die Blüte abgeschnitten wurde. Der Stiel verharrte dabei in der schon eingenommenen Lage, wurde die Blüte z. B. spät am Abend entfernt, so verblieb der Stiel auch am Mittag des nächsten Tages in Nachtstellung. Auch beim Entfernen bestimmter Teile der Blüte, z. B. das eine oder das andere Geschlecht

oder beide zugleich, werden die Bewegungen des Stiels in vielen Fällen eingestellt. Dabei scheinen die Korrelationen zwischen dem Stielwachstum und der Blüte nicht ausgesprochen an bestimmte Organe gebunden zu sein, sondern der Hemmungsreiz dürfte vorwiegend traumatischer Art sein oder die Bedeutung der einzelnen Blütenteile in verschiedenen Alterszuständen ist verschieden. Beim Wegschneiden der Geschlechtsorgane und Schonen der Kronenblätter wurden die Schlafbewegungen des Stiels völlig eingestellt und die der Krone bedeutend gehemmt. Eine Hemmung der Stielbewegungen trat beim Wegschneiden der Krone und des einen Geschlechts ein. Dagegen fanden normale Schlafbewegungen statt beim Entfernen des einen Geschlechts unter Schonung der Krone und des anderen Geschlechts[1]), ferner beim Wegschneiden der Krone allein, also unter Schonung des gangen Geschlechtsapparats. Im letzten Falle wurde in 2 Tagen eine Verlängerung des Stiels von 18 % beobachtet. Beim Wegschneiden der Krone und des einen Geschlechts war das Wachstum auf die Hälfte reduziert, beim Wegschneiden des ganzen Geschlechtsapparats fand fast kein Wachstum mehr statt.

Die erwähnten Beobachtungen zeigen, daß die Schlafbewegungen des Stiels bei operativen Eingriffen in der Blüte, welche so stark sind, daß das Wachstum des Stiels korrelativ gehemmt wird, eingestellt werden. Versuche mit Verwundung und Verdunkelung bestätigen also den Satz, daß die Bewegungen des Stiels von der Wachstumsintensität abhängen; bei zu niedriger Intensität des Wachstums werden sie eingestellt. Dasselbe gilt, wie früher erwähnt, für die geotropischen (und soviel bekannt ist, auch für die phototropischen) Erscheinungen — sie werden wenigstens außerordentlich verzögert. Nach alledem erscheint mir die Annahme sehr wahrscheinlich, daß die Schlafbewegungen des Stiels Wachstumsbewegungen, nicht Turgorbewegungen, sind, daß also Blüte und Stiel in ähnlicher Weise reagieren. — Bemerkenswert sind die ausgeprägten Korrelationen zwischen Stiel und Blüte. Eine derartige Korrelation zwischen dem Stiel und den Hochblättern besteht nicht. Denn eine Pflanze, an denen diese weggeschnitten wurden, reagiert fortwährend ebenso stark thermonastisch wie zuvor.

Nachdem es sich als wahrscheinlich herausgestellt hat, daß die Nyktinastie des Blütenstiels durch Wachstumsdifferenzen an der

---

1) Auch heliotropische Krümmungen wurden in diesen Fällen beobachtet.

Ober- und Unterseite zustande kommt, taucht die Frage auf, wie die physiologische Dorsiventralität hier überhaupt entstehe. Versuche mit Pflanzen, welche seit der Zeit der Knospung an horizontaler oder lotrechter Klinostatenachse gedreht wurden (vgl. oben), haben ergeben, daß die Schlafbewegungen bei allseitiger Beleuchtung und Schwerkraftwirkung vor sich gehen. Eine Induktion seitens des Lichts oder der Schwerkraft kommt also hier nicht vor. In dem an sich radiären Gelenk des *Phaseolus*-Blattes scheint die Schwerkraft eine zwar leicht umkehrbare (veränderliche) physiologische Dorsiventralität hervorzurufen[1]). In dem Blütenstiel von *Anemone* braucht dagegen gar keine von außen kommende Induktion vorzuliegen. Die Dorsiventralität — also die verschiedene Reaktion der morphologischen Ober- und Unterseite des Stiels — scheint aus inneren Gründen zu entstehen. Unentschieden mag doch die Frage gelassen werden, ob Temperatursenkung nur eine Verringerung bezw. Aufhebung, Temperaturerhöhung eine Verstärkung des Autotropismus hervorrufe, so daß die Blüte am Abend an diejenige Seite überneigt, nach welcher der Stiel am Tage infolge des Heliotropismus gekrümmt war; oder ob die Dorsiventralität von komplizierterer Art sei, so daß aus inneren korrelativen Gründen immer ein, obwohl veränderlicher, physiologischer Gegensatz zwischen morphologischer Unter- und Oberseite bestehe. An frei exponierten Stellen, wo also alle Blütenstiele am Mittag etwa dieselbe schräge Stellung aufweisen, pflegen auch die meisten verschlossenen Blüten am Abend eben an derselben Seite überzuneigen, an schattigen Standorten, wo also die Blütenstiele am Mittag mehr oder weniger lotrecht stehen, ist die Richtung der Schlafbewegungen auch viel regelloser — aber diese Beobachtungen bringen offenbar keine Entscheidung zwischen den genannten Möglichkeiten zustande. —

Versuche mit verdunkelten Pflanzen haben gelehrt, daß die Schlafbewegungen bei *A. nemorosa* nicht wie bei vielen anderen Pflanzen irgendwelche autonome Periodizität besitzen. Auch wenn man das Vorkommen gewisser „Nachschwingungen“ an vorher beleuchteten Exemplaren nicht ganz in Abrede stellen kann, so klingen sie jedenfalls bald aus und an von der Knospenzeit dauernd verdunkelten Pflanzen wurden gar keine Schwingungen beobachtet, die Blüte verblieb nach dem (autonom erfolgten) Eröffnen fortwährend

1) Siehe W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1904, Bd. 2, S. 508.

in Tagstellung und der Stiel war gerade gestreckt, wobei das Ausbleiben der Schlafbewegungen (da die Temperatur nicht ganz konstant gehalten wurde) auch eine Folge des geringen Wachstums sein könnte. Überhaupt reagiert *A. nemorosa* nicht schnell auf Temperaturwechsel, Bewegungen mit großer Amplitude werden nur nach starker Erwärmung (Beleuchtung) am Tage vollzogen oder wenn die Lufttemperatur relativ niedrig wird, z. B. bei Regenwetter. Die untere Temperaturgrenze wird nach starker Sonnenbeleuchtung am Tage nach oben verschoben, die Blüten beginnen also schon bei einem Temperaturgrad zu nicken, an welchem an schattigeren Standorten wachsende Pflanzen noch in Tagstellung stehen.

Zusammenfassung.

1. Blütenstiel und Stengel besitzen beide apikales Wachstum. Die Intensität des Wachstums wird durch Beleuchtung erhöht, durch Verdunkeln verringert. Das Wachstum des Blütenstiels wird durch gewisse operative Eingriffe in der Blüte gehemmt.

2. Stiel und Stengel zeigen in bezug auf geotropische und heliotropische Reaktionsfähigkeit ein diametral entgegengesetztes Verhalten. Der Stengel reagiert bedeutend kräftiger geotropisch wie der Blütenstiel, dieser hat aber ein viel schnelleres phototropisches Reaktionsvermögen als der Stengel. Die tropistischen Krümmungen werden bei Wachstumshemmung verzögert und verlaufen überhaupt in gewohnter Weise. Die Blüte perzipiert keinen Lichtreiz für die Stielkrümmung. Kronenblätter aphototropisch.

3. Stiel und Blüte führen gleichzeitige thermonastische Bewegungen aus; wenn der Stiel gerade gestreckt wird, öffnet sich die Blüte, bei Abwärtskrümmung des Stiels verschließt sich die Blüte.

4. Die thermonastischen Bewegungen erfolgen bei nicht zu langer Verdunkelung wie im Lichte, andauernde Verdunkelung macht doch die Pflanze starr, wobei Stiel und Blüte in Tagstellung verharren.

5. Die Nastie weist keine Abhängigkeit von einseitiger Beleuchtung oder Schwerkraftwirkung auf. Die Krümmungsebene des Stiels kann durch Phototropismus beliebig verändert werden.

6. Die Nastie beruht wahrscheinlich auf Wachstums-, nicht auf Turgorverhältnissen. Die Biegungsfestigkeit des Blütenstiels ist bei Tagstellung geringer als bei Nachtstellung, und seine nastischen Bewegungen werden durch alle Eingriffe aufgehoben, welche eine Hemmung des Wachstums bewirken.

7. Die nastischen Bewegungen des Stiels beruhen auf einer physiologischen (nicht anatomisch sichtbaren) Dorsiventralität, welche Tag und Nacht abwechselnd aufgehoben und wiederhergestellt wird. Diese Periodizität ist nicht autonom.

Hallands Väderö, Torekov (Schweden), 8. Juli 1915.

Züchtungsversuche einiger in Schlamm lebenden Bakterien auf selenhaltigem Nährboden.

Von

Widar Brenner.

Die Arbeiten von Nathansohn[1]) und Beijerinck[2]) haben die Aufmerksamkeit auf eine Gruppe von Bakterien gelenkt, die gewisse Schwefelverbindungen oxydieren können und dadurch ihre Energie zum Stoffaufbau und Leben gewinnen. Im Gegensatz zu den echten Schwefelbakterien: *Beggiatoa, Thiothrix, Chromatium* u. a., lassen sich diese sog. Thionsäurebakterien leicht auf Agarplatten züchten und in Reinkultur gewinnen. Wenn man die Analogien zwischen dem Schwefel und den Elementen Selen und Tellur derselben natürlichen Gruppe in Betracht zieht, könnte es von Interesse sein, das Verhalten solcher in Schlamm lebenden Bakterien gegen Selen- und Tellurverbindungen zu erforschen. Am nächsten lag daran zu denken, daß Natriumthiosulfat oder Natriumsulfid, die bekanntlich durch die „Thionsäurebakterien" oxydiert werden, z. B. durch Natriumselenid zu ersetzen wären. Dieser Gedanke war der Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchung. Das Ergebnis in bezug auf diesen Punkt fiel zwar negativ aus, doch kamen bei den Versuchen Tatsachen zum Vorschein, die einer näheren Aufklärung wert schienen. Es handelt sich vor allem um eine Art Bakterien, die eine eigentümliche Abhängigkeit von der Anwesenheit gewisser Selenverbindungen im Nährsubstrate zeigten.

---

1) Mitteilungen a. d. zoologischen Station zu Neapel, Bd. 15 (1902), S. 655.

2) Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 11 (1904), S. 593.

Im folgenden empfiehlt es sich, erst die Darstellung der Selenpräparate zu beschreiben. Dann sollen die Kulturversuche mit den „Thionsäurebakterien“ kurz Erwähnung finden. Den Hauptinhalt dieser Untersuchung bilden aber Studien über die eben genannte Bakterienart, deren Züchtung, Verhalten zu verschiedenen Selenverbindungen und Ansprüche auf Kohlenstoffnahrung in besonderen Kapiteln behandelt werden. Ferner soll über Versuche zum Ersatz der Selenverbindungen durch andere Stoffe berichtet werden.

I. Die Darstellung der Natriumselenidpräparate.

Da das Natriumselenid wegen seiner geringen Haltbarkeit nicht im Handel zu haben ist, mußte es besonders dargestellt werden. Dabei wurden zwei verschiedene Methoden versucht.

A. Durch Reduzieren von Natriumselenit mit Wasserstoff.

Etwa 0,5 g kristallisiertes Natriumselenit (Na_2SeO_3 + 5 aq., Präparat von A. Merck) wird in ein Porzellanschiffchen von der Art, die bei Elementaranalysen verwendet wird, gebracht und in einem kurzen Verbrennungsrohre aus Kaliglas in einem lebhaften Wasserstoffstrome erhitzt. Die Gase, die das Rohr passiert haben, münden unter Wasser aus. Das Verbrennungsrohr ist an beiden Enden durch Anbringen von Klemmschrauben verschließbar zu machen. Die Erhitzung, die nach sorgfältigem Austreiben der Luft aus dem Apparate beginnen kann, wird mit einem Bunsenbrenner erst vorsichtig bis zur völligen Abgabe des Kristallwassers, dann bis zum Schmelzen des Salzes gebracht. Die Reduktion tritt kurz vor dem Schmelzen ein und zeigt sich in dem allmählichen Braunschwarzwerden des Salzes und der lebhaften Absorption des Wasserstoffs. Wenn der Inhalt des Schiffchens geschmolzen und der Wasserstoff wieder in demselben Tempo durch den Apparat strömt wie vor der Reaktion, wird die Erhitzung unterbrochen. Das Ganze läßt man bei fortdauerndem Wasserstoffstrome abkühlen, worauf das Rohr durch die Klemmschrauben geschlossen wird. Das Reaktionsprodukt ist eine schwarzbraune Schmelze, die außer Natriumselenid (Na_2Se) immer etwas Polyselenide, Selen, beträchtliche Mengen unverändertes Natriumselenit und freies Alkali enthält. Es wird in 10 ccm destilliertem Wasser gelöst und die von kolloidem Selen tiefrote Lösung sofort zum Gießen von Agar-

platten benutzt. Das trockene Reaktionsprodukt kann nur im geschlossenen Rohre in Wasserstoffatmosphäre aufbewahrt werden, die Lösung dagegen ist nicht haltbar. Infolge von Reaktionen, die sich zwischen den verschiedenen Verbindungen (z. B. zwischen Na_2SeO_3 und Na_2Se) vollziehen, und durch Einwirken der Luft wird die Lösung bald trübe; rotes Selen scheidet sich mehr und mehr aus, bis unter Umständen schon nach wenigen Stunden alles Selen als Bodensatz zu finden ist. Dieser erhebliche Übelstand konnte nicht beseitigt werden. Zwar ist die Geschwindigkeit, mit der das Selen gefällt wird, von der Vollständigkeit der Reduktion abhängig; doch konnte es nie verhindert werden, daß genügende Mengen Selenit zurückblieben, um die lästigen Fällungsreaktionen zu begünstigen. (Wie später zu ersehen ist, spielen bei den Züchtungen eben diese Selenitreste eine überaus wichtige Rolle.) Bei der Fällung des kolloiden Selens dürften noch die Salze, die durch das Alkali bei der hohen Temperatur aus dem Porzellanschiffchen herausgelöst werden, eine nicht unbedeutende Rolle spielen[1]. — Verfährt man mit genügender Schnelligkeit, so können trotz aller Schwierigkeiten Agarplatten gegossen werden, die Natriumselenid dauernd enthalten. Im starren Agar nimmt nämlich die Reaktionsgeschwindigkeit so erheblich ab, daß sie praktisch nicht mehr in Betracht kommt. Die rote Lösung des Reaktionsproduktes in 10 ccm Wasser, die bei den Versuchen verwendet wurde, enthielt, wenn man annimmt, daß die Hälfte des Selens in Form von Selenid zugegen war (genaue Analysen sind bei der Labilität der Lösung ausgeschlossen), etwa 1,2 % Na_2Se. Das, wie oben beschrieben, durch Reduktion von Natriumselenit gewonnene Na_2Se-Präparat wird im folgenden als Se I bezeichnet.

B. Durch Neutralisieren von Natriumhydroxyd mit Selenwasserstoff.

Etwa 1 g rotes, amorphes Selen wurde in einem aus Kaliglas bestehenden Kugelrohre, das außen mit Asbest bekleidet war, auf 400—500° in lebhaftem Wasserstoffstrome erhitzt. Die Gase, die etwa zur Hälfte aus Selenwasserstoff bestehen, passierten ein U-förmig

1) Auch wurden Versuche mit anderen Na_2SeO_3-Präparaten, z. B. einem von Kahlbaum stammenden, sehr karbonathaltigen Präparat gemacht, sie gaben aber alle bei der Reduktion schlechtere Ergebnisse, als das ziemlich reine Mercksche.

gebogenes sog. Chlorcalciumrohr, wo sich soviel einer 25proz. Natronlauge befand, daß die Gase eben keinen freien Durchlauf mehr hatten, sondern durch die Flüssigkeit strömen mußten[1]). Hierbei wird der größte Teil des Selenwasserstoffs unter Bildung von Natriumselenid absorbiert. Die abgehenden Gase enthalten doch immer noch soviel H_2Se, daß sie entweder ins Freie oder zur Zerstörung des genannten, äußerst giftigen Bestandteiles in eine Chromsäurelösung geleitet werden müssen. In der Natronlauge scheiden sich beim Absorbieren allmählich weiße, aus nadelförmigen Kristallen bestehende Flocken (Na_2Se + n[2]) aq.) aus. Eine auftretende Krustenbildung auf der Oberfläche der Flüssigkeit muß durch Schütteln beseitigt werden. Die Reaktion ist beendet, wenn die Menge des ausgeschiedenen Produktes das Durchströmen der Gase hindert. Man schaltet das U-Rohr ab, läßt das Selenid zu Boden sinken und gießt dann vorsichtig, aber möglichst schnell die überflüssige Natronlauge durch Öffnen des einen Schenkels ab. Sie wird sofort durch einige Kubikzentimeter dest. Wassers ersetzt und das Rohr wieder verschlossen. Die Wassermenge ist am vorteilhaftesten so klein zu wählen, daß sie zur Auflösung des ganzen Bodensatzes nicht genügt. Auf diese Weise erhält man eine immer gleich konzentrierte, gesättigte Lösung möglichst reinen Natriumselenids. Sie ist farblos oder schwach rötlich und kann besonders unter Lichtausschluß lange aufbewahrt werden. Beim Öffnen des Rohres kommt die Oberfläche der Lösung immer in Berührung mit dem Sauerstoff der Luft; dabei bildet sich eine Haut von Selen, die die tieferen Schichten gegen Oxydation zu schützen scheint. Die gesättigte Lösung, die im folgenden als Se II bezeichnet wird, enthält bei Zimmertemperatur, wie Analysen[3]) ergaben, rund 2 % Na_2Se.

---

1) Eine reichlichere Fällung würde wohl die Absorption fördern, verursacht aber durch eine bald auftretende und schwer zerstörbare Kruste das frühzeitige Aufhören der Reaktion.

2) Wahrscheinlich handelt es sich um das Salz Na_2Se + 16 aq., das von C. Fabre (Annales de chimie et de physique, T. 10, Sér. 6 [1887], p. 500) charakterisiert wird.

3) Die Analysen wurden hauptsächlich nach den Vorschriften in Treadwells Quantitative Analyse gemacht. 10 ccm der bei Zimmertemperatur gesättigten Na_2Se-Lösung wurden unter Umrühren in siedendes Königswasser langsam getropft. Die Oxydation des Na_2Se zu Se und H_2SeO_3 geht sehr schnell; H_2Se-Geruch war nicht wahrnehmbar. Durch wiederholtes Abdampfen mit konz. Salzsäure wurde die Salpetersäure zerstört und vertrieben. Aus der farblosen, salzsauren Lösung wurde das Selen bei 100° C mit einer konz. Na_2SO_3-Lösung gefällt, einige Stunden warm stehen gelassen

II. Züchtungsversuche mit Thionsäurebakterien auf selenhaltigem Nährboden.

Meine „Thionsäurebakterien“, die zu folgenden Versuchen benutzt wurden, stammten aus einigen stark nach Schwefelwasserstoff riechenden, marinen Bodenschlammproben, die ich durch Vermittelung des Leipziger Botanischen Institutes von Herrn Prof. Schröder in Kiel erhielt, für dessen Liebenswürdigkeit ich hier meinen besten Dank ausdrücken möchte [1]). Die Nathansohnsche Lösung gab, mit diesem Schlamme geimpft, bei 27° C schon nach 1—2 Tagen eine kräftige, weiße Haut aus Schwefelkörnchen und Bakterien. Von diesen Rohkulturen wurden Platten aus 1,5 % Agar gegossen, der mit Wasser, sehr verdünnter Salzsäure und nochmals mit dest. Wasser 3 Tage ausgelaugt worden war, und so aus der Bakterienhaut eine Art isoliert, deren Kolonien starke Schwefelausscheidung zeigten. In einigen Agarplatten wurde das Thiosulfat der Nathansohnschen Lösung durch die beiden Natriumselenid-Präparate in verschiedenen Konzentrationen (etwa 0,01; 0,005; 0,001 %) ersetzt. Die Zugabe der unbeständigen Präparate erfolgte selbstverständlich nach dem Sterilisieren, beim Gießen der Platten. Sie wurden mit der „Thionsäurebakterie“ beimpft, die Schalen unter eine geräumige Glasglocke bei 25° C offen hingestellt; zur Versorgung mit genügendem Kohlendioxyd wurde ein Luftstrom durchgesogen. In keiner der Na_2Se-haltigen Kulturen konnte ein Wachstum erzielt werden. Dasselbe negative Ergebnis ergab ein Versuch mit einer Schwefel-

---

und wieder geprüft, ob eine neue Portion Na_2SO_3 eine Fällung hervorrufe. War dies nicht mehr der Fall, wurde das Selen, das bereits in der Wärme in die schwarze Modifikation übergegangen war, auf einem tarierten Filter gesammelt, gewaschen, bei 100° C getrocknet und gewogen. Auffallend ist der geringe Löslichkeitsgrad des Natriumselenids, wenn man ihn mit demselben des Sulfids vergleicht. Genaue Angaben darüber habe ich in der chemischen Literatur nicht gefunden, außer der von Uelsmann (Liebigs Annalen, Bd. 116, S. 127), der die Verbindung kurz als sehr schwerlöslich bezeichnet.

1) Es gelang mir nicht, die fraglichen Bakterien aus den Bassins des Leipziger Botanischen Gartens und geeigneten Standorten der Umgebung zu bekommen, obwohl Lieske (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 30 [1912], S. [12]) einige Jahre zuvor mehrere zu den „Thionsäurebakterien“ gehörende Arten aus denselben Standorten isoliert hatte. Bei meinen Bemühungen in dieser Richtung benutzte ich sowohl Nathansohns Thiosulfat-Mineralsalzlösung, als auch die von Beijerinck (a. a. O.) für seinen *Thiobacillus thioparus* empfohlene Nährlösung. Woran das Ausbleiben der Bakterien bei meinen Versuchen lag, vermag ich nicht zu sagen. Vielleicht spielte dabei die Jahreszeit eine Rolle.

wasserstoff-Bakterie, welche Herr Prof. Dr. Beijerinck die Liebenswürdigkeit hatte mir in Reinkultur zu senden. Es scheint also demnach, als ob der Schwefel, der ja auch als H_2S oder Na_2S den Thionsäurebakterien eine gute Nahrung darbietet, nicht durch Selen ersetzt werden kann. Dies Ergebnis steht in Widerspruch zu der Angabe Gehrings[1]), es sei nachgewiesen, daß Schwefelbakterien Salze von Selen und Tellur als Energiequelle verwenden könnten. Worauf er diese Angabe stützt, ist mir nicht bekannt. Ihre Gültigkeit für die von mir untersuchte Art muß ich auf Grund meiner Versuche in Abrede stellen.

III. Eine neue Bakterienart und ihre Züchtung.

Nach einigen Versuchen, die Dr. H. Weyland früher im Leipziger Botanischen Institut mit Bodenschlamm aus dem Hafen zu Kiel gemacht hatte, und deren Ergebnisse er mir freundlichst mitteilt, hat er durch Beimpfung Na_2Se-haltiger Agarplatten rote Kolonien einer Bakterienart bekommen, die allerdings schon mit den in der Luft befindlichen C-Verbindungen auskommen konnte, durch Zugabe von ein wenig Alkoholdampf aber günstig beeinflußt wurde. Ich wiederholte seine Versuche, erhielt aber bei reichlicher Impfung von Platten, die aus ausgelaugtem Agar gegossen waren und etwa 2—4 Tropfen Se I[2]), d. i. rund 0,01—0,005 % Natriumselenid, enthielten, ohne besondere C-Quelle kein Wachstum, obwohl die Schalen offen standen und für genügend Kohlendioxyd durch Durchsaugen von Luft gesorgt war. Waren dagegen Spuren von Alkoholdampf in der Luft vorhanden, so sah man nach einigen Tagen ein Bakteriumwachstum beginnen, das eine lebhafte Rotfärbung der beimpften Stellen herbeiführte. Nach wiederholtem Plattengießen (die Petrischalen wurden jetzt auch geschlossen gehalten) gelang es mit ziemlich hohem Selengehalt (etwa 0,01 bis 0,05 % Se I) und wenig Alkoholdampf in der Luft (0,5 % Alkohol in 50 ccm Wasser gelöst in offenem Schälchen unter einer Glasglocke von 5,5 l Rauminhalt) zwei Bakterienarten zu isolieren. Wir benennen die Arten A und B. Von diesen beiden wird uns vor allem A im folgenden interessieren.

---

1) Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 42 (1914), S. 416.

2) Siehe S. 97.

Zur Züchtung dieser Bakterie wurde folgende Mineralsalzlösung verwendet: 0,25 % NH_4Cl, 0,12 % K_2HSO_4, 0,06 % $MgSO_4$ in destilliertem Wasser. Die geringe Haltbarkeit der Na_2Se-haltigen Lösungen schloß Flüssigkeitskulturen aus. Agar- und zwar Plattenkulturen in kleinen Petrischalen schienen am geeignetesten zu sein, da die Schalen am besten die Aufnahme von Nahrung aus der Luft, z. B. Alkoholdampf, gestatten. Der Mineralsalzlösung wurden also 1,5 % Agar zugefügt, der, wenn Versuche über die Kohlenstoffnahrung in Frage kamen, zuvor gut ausgelaugt worden war. Erst nach dem Sterilisieren, beim Gießen der Platten, auf die etwa 10 ccm kamen, wurde die Na_2Se-haltige Lösung tropfenweise, gewöhnlich 3 Tropfen von Se I oder 2 von Se II zugegeben. Se I war vorher immer frisch hergestellt worden. Sowohl das Plattengießen als die Impfung wurden wegen der Infektionsgefahr hauptsächlich im Dampfkasten vorgenommen. Die Kulturen wurden bei etwa 27° C unter Glocken hingestellt, wobei dafür gesorgt war, daß eine mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre das Eintrocknen der Platten verhinderte.

Das Wachstum der Bakterien (hier handelt es sich, wie stets im folgenden, um die Art A) erfolgte recht langsam. Selbst unter den günstigsten Bedingungen, die ich gefunden habe, bei Anwendung des Präparats Se I und Alkoholdampf in der Luft, muß man auf Strichkulturen 5—6 Tage warten. Liegen Kulturen mit in dem Nährsubstrate zerstreuten, einzelnen Individuen vor, so sind oft erst nach 10 Tagen die ersten Kolonien zu bemerken. Ob die Temperatur 27° C oder die gewöhnliche Zimmertemperatur war, schien dabei keinen großen Einfluß zu haben. Dies außerordentlich langsame Wachsen ist bei der Züchtung ein erheblicher Übelstand, teils weil das Arbeiten dadurch sehr langwierig wird, teils weil viele Bakterien, die als Verunreinigungen auftreten, einen erheblichen Vorsprung erhalten, ehe die geimpften Bakterien überhaupt zum Vorschein gelangten, und sie oft ganz an der Entwicklung verhindern.

Die auf selenhaltigem Agar gebildeten Kolonien waren schön rot gefärbt, besaßen eine gallertartige Konsistenz und traten, wenn sie oberflächlich wuchsen, ein wenig über den Nährboden hervor. Ihr Ausbreitungsvermögen war sehr gering. Die Einzelkolonien wurden kaum größer als 1 mm im Durchmesser; auch die Striche blieben immer relativ schmal. Nur dadurch, daß man bakterien-

haltige Wassertropfen auf die Platten verbreitete, bekam man größere, blutrote Vegetationsflächen.

Die mikroskopische Untersuchung mit 2 mm Apochromat und $^{1}/_{12}$ Zoll Öl-Immersion ließ wenig bemerkenswerte Eigenschaften der Organismen erkennen. Im Gallerte eingebettet sah man eine Unmenge äußerst kleiner Bakterien, die eigentlich nur dank ihrer Einschlüsse von Selenkörnchen hervortraten. Beim Zerdrücken der Gallerte gelangten viele Individuen in Freiheit und waren so leichter zu studieren. Sie gehören zu den kleinsten bekannten Organismen und sind ihrer meist kugelrunden Form wegen als Mikrokokken anzusprechen. Die Dimensionen halten sich immer unter 0,5 μ, einer Größe, bei der genaue Messungen schon aus optischen Gründen illusorisch werden. Ob die Bakterien selbständig beweglich sind, habe ich nicht sicher feststellen können, da bei der in Frage kommenden Größe die Brownsche Molekularbewegung schon beträchtlich ist. Mit Karbolfuchsin oder noch besser mit Methylenblau läßt sich eine Färbung durchführen. Man sieht, wie die Selenkörnchen die Zellen mehr oder weniger erfüllen. Bisweilen bleiben die Bakterien auch paarweise zusammenhängend. Geißelfärbungsversuche ergaben keine Resultate. Auch sonst lassen die winzigen Organismen keine Einzelheiten im Bau der Zellen hervortreten.

Die Einbettung in Gallerte erschwert das Reinkultivieren. Ich habe eine geraume Zeit damit verbracht, um unser Bakterium aus einer durch *Bacterium coli* verunreinigten Kultur rein zu gewinnen. Durch Verwendung von sehr wenig Alkoholdampf als Kohlenstoffquelle und niedrigere Temperatur (etwa 20° C) führten meine Bemühungen schließlich zum Ziel.

IV. Versuche mit verschiedenen Selenverbindungen.

Für die Isolierung der fraglichen Bakterienart wurde, wie schon berichtet, das Präparat Se I, das außer Natriumselenid noch unreduziertes Natriumselenit, Polyselenide und Selen enthält, verwendet. Das Wachstum war, wenn Äthylalkoholdampf in der Luft als Kohlenstoffquelle zur Verfügung stand und wenn etwa 2–4 Tropfen des Präparates zugefügt worden waren, das üppigste, was ich überhaupt beobachtet habe. Die Kolonien waren, wie im vorigen Kapitel schon beschrieben wurde, blutrot, die Zellen meist von Selen ge-

füllt. Als die Kulturglocken geöffnet wurden, machte sich ein starker, übler Geruch[1]) bemerkbar, der sicher nicht von Selenwasserstoff herrühren konnte. Parallelkulturen ohne Se I blieben steril.

Nachdem es so gelungen war, unser Bakterium mit dem Selenidpräparate Se I unter gleichzeitiger Anwesenheit von Alkoholdampf in der Luft zu züchten, galt es zu untersuchen, ob wirklich das Natriumselenid oder vielleicht eine andere im Präparate enthaltene Selenverbindung als Wachstumserreger in Frage kam. Zunächst wurden Kulturen mit dem Präparate Se II, Natriumselenid in möglichst reiner Form, gemacht. Dabei kamen Konzentrationen von etwa 0,01; 0,005 und 0,001 % Na_2Se zur Verwendung. Als Kohlenstoffquelle diente, wie früher, Alkoholdampf in der Luft[2]). In keiner der Kulturen konnte, nicht einmal nach einem Monat, ein Wachstum beobachtet werden. In ein paar Schalen waren Schimmelpilze als Verunreinigung eingedrungen und wuchsen gut. Die angewandten Konzentrationen Selenid waren also wenigstens für diese Organismen nicht zu hoch. Das Ausbleiben des Bakterienwachstums beweist, daß im Präparate Se I dem Selenid nicht die wichtigste Rolle zukommen kann.

Wie man sich erinnert, enthielt das Präparat Se I (vgl. S. 97) außer Natriumselenid noch beträchtliche Mengen unreduziertes Natriumselenit. Es lag also am nächsten, diese Verbindung auf ihre Wirksamkeit zu prüfen. In diesen Versuchen waren 0,1 bis 0,05 % kristallisiertes Natriumselenit anwesend[3]). Durch 1—2 Tropfen 1 proz. Natronlauge wurde für eine schwach alkalische Reaktion im Nährsubstrate gesorgt. Als Kohlenstoffquelle diente wieder Äthylalkoholdampf. Unter diesen Bedingungen entwickelten sich die Bakterien, doch ließ das Wachstum immer gegen das mit Se I bedeutend nach. In den Bakterienzellen waren immer kleinere oder größere Mengen Selen ausgeschieden, die die Kolonien hell-

---

1) Nach Untersuchungen von Maaßen (Arbeiten aus dem Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 18 (1901), S. 475) rührt der üble, charakteristische Geruch, der sehr häufig beim Züchten von Bakterien und Pilzen auf selenhaltigem Nährboden auftritt, von gebildetem Äthylselenid her.

2) 50 ccm 2 proz. Alkohollösung standen unter jeder Glocke von 5,5 l Rauminhalt.

3) Nach Chabrie et Lapique (Compt. rend., T. 110 (1890), p. 152) verhindert die selenige Säure, als Selenit geboten, in einer Konzentration von 2 pro mille das Wachstum von Hefen und Bakterien noch nicht.

bis siegellackrot färbten. Der üble Geruch nach der organischen Selenverbindung, der bei den Kulturen mit Se I so sehr auffiel, war hier nicht zu bemerken.

Da die Beständigkeit des Natriumselenits Flüssigkeitskulturen gestattet, wurden auch solche angestellt. Das Ergebnis war das gleiche wie bei den Plattenkulturen. Es setzten sich hellrote, ein wenig gallertartige Flocken auf dem Boden des Reagensrohres ab. Bei diesen Versuchen war der Alkohol in einer Konzentration von 0,1 % der Nährlösung nach der Sterilisation zugefügt worden.

Das Selenit kann also für sich das Wachstum der Bakterien ermöglichen, aber zusammen mit den anderen im Präparate Se I enthaltenen Verbindungen war der Effekt größer. Von Interesse war es deshalb zu sehen, ob ein Zusatz vom Präparate Se II, das reines Natriumselenid enthielt, zu dem Selenite günstige Wachstumsbedingungen schaffen könnte. Dies war in der Tat der Fall. Durch Zufügen von gleichen Mengen Natriumselenit zu den früher verwendeten Konzentrationen Se II wurde ein gutes Wachstum erzielt[1]) und damit die Erkenntnis gewonnen, daß das üppige Gedeihen auf Se I durch die gleichzeitige Anwesenheit von Selenit und Selenid veranlaßt war[2]).

Im Anschluß an die Kulturen mit Natriumselenit wurden noch Versuche mit Natriumselenat gemacht. Die Platten enthielten 0,05 % Na_2SeO_4 und waren durch Hinzufügen von 1—2 Tropfen 1 proz. Natronlauge alkalisch gemacht. Als Kohlenstoffquelle diente wieder Äthylalkohol in Dampfform. In den Strichkulturen war zunächst kein Wachstum zu sehen. Nach 2 Monaten waren deutliche Spuren vorhanden. Die Bakterien hatten Selen in sehr geringem Maße in sich abgeschieden.

Bei allen diesen Kulturen wurden Vergleichsversuche ohne Zugabe von Selenverbindungen gemacht. Sie zeigten immer kein Wachstum.

Als Zusammenfassung der obigen Versuche mag folgende Tabelle dienen:

---

1) Diese Erfahrung wurde erst später gemacht, sonst wäre vielleicht unter diesen Umständen eine Mischung von gleichen Teilen Se II und entsprechend konzentrierter Na_2SeO_3-Lösung, die sich besser hält als das Präparat Se I, diesem bei der Isolierung der Bakterien vorzuziehen gewesen.

2) Da also durch ein Gemisch von Selenid und Selenit in reinem Zustande derselbe Effekt wie mit Se I erzielt wird, liegt kein Grund vor, den übrigen in diesem Präparate befindlichen Stoffen (Se, Polyselenide) eine besondere Rolle zuzuschreiben.

Tabelle I[1]).

Wirksamkeit verschiedener Se-Verbindungen.

C-Quelle: Alkoholdampf. — Versuchstemperatur: 27° C.

Zusatz von:	Wachstum:
Se I (Na_2Se, Na_2SeO_3 usw.):	+ + + +
Se II (Na_2Se):	0
Na_2SeO_3:	+ +
Se II (Na_2Se) + Na_2SeO_3:	+ + + +
Na_2SeO_4:	Spuren nach längerer Zeit.
Ohne Zusatz einer Selenverbindung:	0

V. Versuche mit verschiedenen Kohlenstoffquellen[2]).

Auf S. 100 wurde schon gezeigt, daß unser Bakterium nicht ohne eine besonders zugegebene Kohlenstoffquelle zu wachsen vermag. Das Kohlendioxyd und die gewöhnlichen kohlenstoffhaltigen Verunreinigungen der Luft können also nicht ausgenutzt werden. Daß das Kohlendioxyd auch sonst keine Rolle spielt, wurde durch folgenden Versuch erwiesen. Das genannte Gas wurde ausgeschlossen, indem man den Luftstrom, der durch die gut schließende Kulturglocke geleitet wurde, in üblicher Weise erst durch U-Röhren mit Kalilauge-getränkten Bimssteinstückchen passieren ließ. Unter der Glocke, neben den mit Se I versetzten Kulturen stand ein Gefäß mit Kalilauge und eines mit 2 % Äthylalkohol in Wasser gelöst. Das Wachstum der Bakterien war das übliche.

Aus den Versuchen des vorigen Abschnittes ist der Äthylalkohol in Anwesenheit von Se I schon als eine gute Kohlenstoffquelle bekannt. In der Absicht, den Einfluß verschiedener Konzentrationen dieses Nährstoffes zu studieren, wurden folgende Versuchsserien durchgeführt. Unter mehrere Glocken von 5,5 l Rauminhalt wurden neben den Kulturen mit Se I Schalen mit

1) In den Tabellen bedeuten: + + + + = gutes bis sehr gutes Wachstum, + + + = gutes bis ziemlich gutes, + + = ziemlich gutes bis mittelmäßiges, + = schlechtes und 0 = kein Wachstum.

2) Zu allen Experimenten, bei denen es sich um die Kohlenstoffquelle handelte, wurde Agar verwendet, der mit Wasser, dann mit verdünnter Salzsäure und schließlich mit strömendem Wasser 3 Tage ausgelaugt worden war.

50 ccm Flüssigkeit hingestellt, die 10, 2 und 0,1 % Alkohol in Wasser enthielten.

10 % Äthylalkohol (entsprechend einer Gleichgewichtskonzentration von ca. 11 mg pro Liter Luft) ergab kein Wachstum.

2 % Äthylalkohol (entsprechend einer Konzentration von ca. 2,2 mg pro Liter Luft) gab ein gutes Wachstum.

0,1 % Äthylalkohol (entsprechend einer Konzentration von ca. 0,11 mg pro Liter Luft) gab noch eine ziemlich gute, doch etwas langsamer verlaufende Entwicklung.

Ohne besonders zugegebene Kohlenstoffnahrung blieb, wie schon mehrfach berichtet wurde und hier nochmals hervorgehoben sei, im allgemeinen das Wachstum aus[1]).

Außer dem Äthylalkohol schien es wünschenswert, noch andere organische Stoffe zu prüfen, vor allem solche, die als Nahrung für Bakterien eine vielfache Verwendung gefunden haben, z. B. Dextrose, Asparagin, Pepton, Fleischextrakt. Unter Zusatz von Se I wurden folgende Versuche angestellt:

Asparagin, 1 %, gab ein ziemlich gutes Wachstum, doch merkbar schlechter als das mit Äthylalkohol.

Dextrose, 1 %, gab ein schlechtes Wachstum.

Pepton, 1 %, gab kein Wachstum.

Fleischextrakt (Liebig), ungefähr 1 % (mit Natronlauge schwach alkalisch gemacht), gab kein Wachstum.

Erbsendekokt, ein paar Tropfen, gab kein Wachstum.

Durch diese Ergebnisse tritt ein ziemlich eigentümliches Verhalten in bezug auf die Kohlenstoffquelle zutage. Besonders Pepton und Fleischextrakt, die meist gute Bakteriennahrung darbieten, werden hier gänzlich verschmäht.

Mit Asparagin, das sich in Gegenwart von Se I als eine ziemlich gute, wenn auch nicht dem Äthylalkohol ebenbürtige Kohlenstoffquelle gezeigt hatte, wurde noch eine Reihe Kulturen unter Benutzung verschiedener Konzentrationen des Nährstoffes angesetzt:

Asparagin, bis zur Sättigung (etwa 7 %), den Agarplatten

---

1) In einem einzigen Falle schien es zunächst so, als ob ohne besondere C-Quelle einige Kolonien zu unbedeutender Entwicklung kamen, doch stellte sich heraus, daß vorher in dem Raume, in dem die Kulturglocken standen, mit Alkohol gearbeitet worden war.

zugegeben, gab nur kümmerliche Spuren von Bakterienwachstum.

2 % Asparagin gab eine ziemlich gute Entwicklung von hellroten Kolonien, die aber recht klein blieben.

0,5 % Asparagin ließ noch Kolonien, wenn auch langsamer, zustande kommen.

0,05 % Asparagin veranlaßte kein Wachstum mehr.

War kein Asparagin zugegen, entstand ebensowenig Wachstum; auch blieben Kulturen mit Asparagin, aber ohne Se I, steril.

Da es sich also herausgestellt hatte, daß keine der sonst üblichen Kohlenstoffquellen den Nähreffekt des Äthylalkohols für die fraglichen Bakterien erreichen konnte, schien es angebracht, im Vergleich mit diesem einige andere, niedere Alkohole zu prüfen. Das Präparat Se I wurde auch bei diesen Versuchen in üblichen Mengen zugegeben.

Methylalkohol (50 ccm 2proz. Lösung unter der Glocke von 5,5 l Rauminhalt, entsprechend einer Grenzkonzentration von 3,6[1]) mg = 0,112 mg-Mol. pro Liter Luft) gab sehr schlechtes Wachstum.

Methylalkohol (50 ccm 1proz. Lösung; entsprechend der Grenzkonzentration 1,8 mg = 0,056 mg-Mol. pro Liter Luft) gab ziemlich gutes Wachstum.

Äthylalkohol[2]) (50 ccm 2proz. Lösung, entsprechend der Grenzkonzentration 2,2 mg = 0,048 mg-Mol. pro Liter Luft) gab gutes Wachstum.

---

1) Die Konzentrationszahlen sind für die Versuchstemperatur von 27° C berechnet. Für Methylalkohol dürften die Zahlen ziemlich genau sein, da nach Konowalow (Wiedemanns Annalen der Physik, Bd. 14 [1881], S. 34) die Tensionskurve verschieden verdünnter Lösungen einen geradlinigen Verlauf nimmt, und somit die Tension einer 2proz. Lösung bei 27° C mit Hilfe der Zahlen für Wasser und reinen Alkohol bei dieser Temperatur leicht interpoliert werden kann. Die Zahlen für Äthylalkohol sind dagegen wahrscheinlich etwas zu niedrig. Die Tensionskurve weicht nämlich ein wenig von der Geraden ab, insofern als bei kleinen Alkoholkonzentrationen sich eine höhere Tension ergibt, als die Proportionalität mit der Zusammensetzung der Lösung erwarten läßt. Diese Erscheinung kommt noch in viel höherem Grade bei Iso-Butyl- und Iso-Amylalkohol zutage. Deshalb habe ich von der Anführung irgendwelcher Zahlen, die mangels empirischer Daten nur sehr ungenau geschätzt werden könnten, abgesehen. Doch sei gesagt, daß die Tensionen und damit die Grenzkonzentrationen in der Luft für 2proz. Iso-Butyl- und Iso-Amylalkohollösungen kaum kleiner sein können, als die des Äthylalkohols.

2) Das Ergebnis wird wegen des Zusammenhanges wiederholt.

Iso-Butylalkohol (50 ccm 2proz. Lösung) gab ziemlich gutes Wachstum.

Iso-Amylalkohol (50 ccm 2proz. Lösung) gab ziemlich gutes bis mittelmäßiges Wachstum.

Die Kontrollplatten, die mit Se I, aber ohne Alkohol, sowie die mit Alkohol, aber ohne Se I angesetzt waren, blieben steril.

Bei den oben erwähnten Versuchen wurde, wie gesagt, immer das Präparat Se I verwendet, das ja ein Gemisch von Natriumselenid und Natriumselenit darstellt. Interessant war jetzt zu sehen, ob eine Verschiebung oder Veränderung der Nährwerte der Kohlenstoffverbindungen eintreten würde, wenn das Selenit, das nach den Erfahrungen in Kap. IV ein mittelmäßiges Wachstum hervorrufen kann, allein zugegeben würde. 0,05 % Natriumselenit wurden also statt des Präparates Se I bei den folgenden Versuchen verwendet. Um eine schwach alkalische Reaktion beizubehalten, wurde dem Agar 1—2 Tropfen 1proz. Natronlauge zugefügt.

Methylalkohol (50 ccm 2proz. Lösung, entsprechend der Grenzkonzentration 3,6 mg = 0,112 mg-Mol. pro Liter Luft). Sehr schlechtes Wachstum. (Leider wurde mit 1 % Methylalkohol kein Versuch gemacht.)

Äthylalkohol (50 ccm 2proz. Lösung, entsprechend der Grenzkonzentration 2,2 mg = 0,048 mg-Mol. pro Liter Luft). Ziemlich gutes bis mittelmäßiges Wachstum.

Iso-Butylalkohol (50 ccm 2proz. Lösung). Ziemlich gutes bis mittelmäßiges Wachstum.

Iso-Amylalkohol (50 ccm 2proz. Lösung). Mittelmäßiges bis schlechtes Wachstum.

Asparagin (1 % in den Agarplatten). Ziemlich gutes Wachstum, besser als mit den Alkoholen.

Dextrose (1 %). Ziemlich gutes Wachstum, wenig schlechter als mit Asparagin.

Pepton (1 %). Kein Wachstum.

Fleischextrakt (1 %). Unbedeutende Spuren von Wachstum. Kulturen mit Kohlenstoffquelle in den erwähnten Mengen, aber ohne Zusatz von Selenit blieben steril, so auch solche mit Selenit, aber ohne Kohlenstoffquelle.

Wie man sieht, haben tatsächlich Verschiebungen der Nährwerte gegenüber den Kulturen mit Selenid stattgefunden. So stehen jetzt die niederen, aliphatischen Alkohole, wie dies auch sonst meist der Fall ist, Asparagin und Dextrose nach. Amylalkohol

tritt jetzt bedeutend hinter die anderen, wenigstens die Äthyl- und Butylalkohole zurück. Dextrose wird von den Bakterien in großem Maßstabe verwertet und gibt ein ziemlich gutes Wachstumsergebnis. Dagegen scheinen Pepton und Fleischextrakt auch unter diesen Umständen nicht gut angegriffen werden zu können.

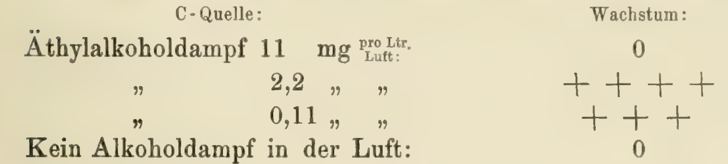
Ein Unterschied zwischen Selenit-Kulturen mit und ohne Selenid, der deutlich hervortrat, sobald ein Wachstum stattgefunden hatte, machte sich insofern geltend, als die Kulturen mit Se I immer, gleichgültig ob Asparagin oder ein Alkohol als Kohlenstoffquelle benutzt wurde, einen starken üblen Geruch, nach den Maaßenschen[1]) Untersuchungen zu schließen wohl von Äthylselenid stammend, entwickelten. Die Kulturen mit reinem Selenit waren dagegen geruchlos, eine Tatsache, auf die später noch kurz zurückzukommen sein wird.

Als Zusammenfassung und zum leichteren Überblicken werden noch die wichtigsten Resultate bezüglich der Kohlenstoffquellen in Tabellenform dargestellt.

Tabelle II.

Wirkung verschiedener Alkoholkonzentrationen.

Zusatz von Se I ($Na_2Se + Na_2SeO_3$ usw.) — Temperatur: 27° C.



C-Quelle:	Wachstum:
Äthylalkoholdampf 11 mg pro Ltr. Luft:	0
„ 2,2 „ „	+ + + +
„ 0,11 „ „	+ + +
Kein Alkoholdampf in der Luft:	0

Tabelle III.

Wirkung verschiedener Konzentrationen Asparagin.

Zusatz von Se I. — Temperatur: 27° C.

C-Quelle:	Wachstum:
Asparagin etwa 7 %:	Spuren.
„ 2 „ :	+ + +
„ 0,5 „ :	+
„ 0,05 „ :	0
Kein Asparagin:	0

1) Vgl. S. 103.

Tabelle IV.

Wirkung verschiedener C-Quellen.

Zusatz von Se I oder Na_2SeO_3. — Temperatur: 27° C.

C-Quelle:		Mit Se I:	Mit Na_2SeO_3:
Methylalkohol,	Dampf einer 2 proz. Lösung:	+	+
„	Dampf einer 1 proz. Lösung:	+ + +	nicht untersucht
Äthylalkohol,	Dampf einer 2 proz. Lösung:	+ + + +	+ +
Iso-Butylalkohol,	desgl.:	+ + +	+ +
Iso-Amylalkohol,	desgl.:	+ +	+
Asparagin, 1 %	. . . . .:	+ + +	+ + +
Dextrose, 1 %	. . . . .:	+	+ + +
Pepton, 1 %	. . . . . .:	0	0
Fleischextrakt, 1 %	. . . .:	0	(Spuren)
Erbsendekokt, ein paar Tropfen:		0	nicht untersucht

VI. Können die Selenverbindungen durch andere Stoffe ersetzt werden?

In Kapitel IV wurde schon gezeigt, daß unser Bakterium nicht zur Entwicklung kommt, wenn nicht Natriumselenit oder ein dieses Salz enthaltendes Präparat (z. B. Se I) zugegen war. Bei diesen Versuchen wurde Äthylalkoholdampf als Kohlenstoffquelle verwendet. Aber nicht nur für den Fall, wo Alkohol als Kohlenstoffnahrung da war, zeigte sich das Selenit als eine conditio sine qua non. Auch mit den im vorigen Kapitel als tauglich erkannten sonstigen Kohlenstoffquellen konnte kein Wachstum erzielt werden, wenn die betreffenden Stoffe ohne Zusatz von Natriumselenit oder dem Präparate Se I geboten wurden.

Es lag nun nahe zu fragen, ob diese das Wachstum hervorrufende Wirkung ausschließlich an das Selen geknüpft war oder ob vielleicht auch andere Verbindungen denselben Einfluß ausübten. Daß es dabei nicht auf das Element Se in beliebiger Verbindung ankam, zeigten schon die Versuche in Kap. IV, wo mit reinem Natriumselenid kein Wachstum erzielt wurde und mit Natriumselenat nur Spuren zu entdecken waren. Bei der Wahl der Stoffe, die geprüft werden sollten, kamen solche in erster Linie in Frage, die Berührungspunkte mit dem Natriumselenit zeigen.

Demnach lag es am nächsten, Versuche mit Tellurit anzustellen. Bei diesen kamen 0,05 % eines hygroskopischen und ein

wenig wasserhaltigen K_2TeO_3-Präparates zur Verwendung. Die Platten waren durch Ausscheidung von Spuren H_2TeO_3 getrübt. Als Kohlenstoffquelle wurde der Dampf von einer 2proz. Äthylalkohollösung in Wasser benutzt. Die Kulturen blieben auch nach Monaten vollkommen steril. Kaliumtellurit kann somit das Selenit nicht als Wachstum erregendes Mittel vertreten.

Unter Schwefelverbindungen wurden Natriumsulfit, Natriumthiosulfat und Kaliumsulfid versucht. Natriumsulfit, 0,1—0,05 % (der Nährboden wurde durch Hinzufügen von einem Tropfen 1proz. Natronlauge alkalisch gemacht), ließ keine Bakterienentwicklung erkennen. Mit Natriumthiosulfat dagegen, in Konzentrationen von 0,1—0,05 % in den schwach alkalisch reagierenden Agarplatten vorhanden, wurde immer ein mittelmäßiges Wachstum erzielt. Kohlenstoffquellen waren teils Alkoholdampf, wie in den vorigen Versuchen, teils 1 % Asparagin. Die sich entwickelnden Kolonien gediehen etwa wie die mit Selenit, waren aber selbstverständlich nicht rot, sondern von einer weißlichgelben Farbe. Ausscheidung von Schwefel außerhalb der Zellen fand nicht statt, davon konnte man sich mit dem Mikroskop leicht überzeugen. Wahrscheinlich waren Schwefeltröpfchen intrazellulär vorhanden; doch war die Sache bei der Kleinheit der Organismen nicht ohne weiteres festzustellen. Diese Frage muß wie manche andere, die Schwefelverbindungen betreffende unentschieden bleiben, da mir zurzeit genügende Unterlagen fehlen. Mit Sulfaten sind keine besonderen Versuche gemacht worden. Die Mineralsalzlösung enthielt aber immer 0,06 % Magnesiumsulfat, das sich als unwirksam erwiesen hatte. Kulturen mit 0,1 % Kaliumsulfid sind noch zu erwähnen. Sie blieben steril, ohne Spuren von Wachstum. Als Kohlenstoffquelle war Alkoholdampf zugegen.

Eine hervortretende Eigenschaft des Natriumselenits ist die leichte Reduzierbarkeit. Dieselbe Eigentümlichkeit kommt gewissen Farbstoffen zu, die leicht in eine farblose Leukoverbindung übergehen und deshalb seit lange zum Demonstrieren der Reduktionsfähigkeit verschiedener Organismen Verwendung finden. Außer dem, daß sie leicht Sauerstoff abgeben resp. unter Freigabe von Sauerstoff reagieren, haben sie mit dem Selenit nichts Gemeinsames.

Ein paar solche Farbstoffe wurden bei meinen Versuchen geprüft, wobei allerdings die Komplikation hinzukam, daß die genannten Verbindungen außer sonstigem Einfluß vielleicht auch als Kohlenstoffquellen wirken könnten. Wegen seiner geringen Giftig-

keit kam das Indigkarmin, indigodisulfonsaures Natrium, zuerst in Betracht. Dem Nähragar wurde 0,1—05 % Indigkarmin zugefügt. Als Kohlenstoffquellen dienten Alkoholdampf oder 1 % Asparagin. Es zeigte sich, daß die Bakterien damit ziemlich gut wuchsen, ja sogar meist etwas besser als mit Selenit, wenn diese Verbindung ohne Zusatz von Selenid geboten wurde. Kulturen ohne besondere Kohlenstoffquelle blieben steril, so auch die Kontrollproben, wo zwar die Kohlenstoffquelle, nicht aber Indigkarmin anwesend war. Die Kolonien waren farblos, opaleszierend. Irgend eine sichtbare Veränderung im Nährsubstrate war nicht hervorgerufen worden. Kolonien, die durch langes Verweilen ohne Kohlenstoffnahrung nicht mehr lebenstätig oder schon tot waren, färbten sich immer dunkelblau. Sie hatten viel Indigkarmin gespeichert, was erst zutage trat, als durch das Aufhören der reduzierenden Tätigkeit des Organismus der Farbstoff sich an der Luft wieder oxydieren konnte. Außer mit Indigkarmin wurde noch mit Lackmus, 0,1—0,5 %, ein ziemlich gutes und mit Methylenblau, 0,01 %, ein bedeutend schlechteres Wachstum unter sonst gleichen Versuchsbedingungen erzielt. Kulturen ohne besondere Kohlenstoffquelle ergaben eine unbedeutende Entwicklung, die nicht notwendig von einem Nährwerte des Farbstoffes als Kohlenstoffquelle bedingt sein muß, da ich keine Garantien für die völlige Reinheit meiner Präparate hatte.

Als Stoffe, die kein positives Ergebnis brachten, mögen noch erwähnt werden: Kaliumnitrat und Kaliumpermanganat in Konzentrationen von 0,05 %. Kaliumpermanganat hielt sich im Agar nicht gut und dürfte im übrigen auch giftig wirken.

Folgende Tabelle enthält die wichtigsten Ergebnisse der eben beschriebenen Versuche. Zum Vergleich sind die Resultate des Kapitels IV darin mit einbezogen.

Tabelle V.

Wirkung verschiedener Stoffe als Wachstumserreger.

C-Quelle: Alkoholdampf. — Temperatur: 27° C.

Zusatz von:	Wachstum:
Se I (Na_2Se, Na_2SeO_3 usw.):	+ + + +
Se II (Na_2Se):	0
Na_2SeO_3:	+ +
Se II + Na_2SeO_3:	+ + + +
Na_2SeO_4:	Spuren nach längerer Zeit.

Zusatz von:	Wachstum:
K_2TeO_3:	0
$Na_2S_2O_3$:	+ +
Na_2SO_3:	0
K_2S:	0
KNO_3:	0
$KMnO_4$:	0
Indigkarmin:	+ + +
Lackmus:	+ + +
Methylenblau:	+ +
Ohne Zusatz:	0

Von großer Bedeutung wäre es noch gewesen, durch anaerobes Züchten die Beziehungen der Bakterien zum atmosphärischen Sauerstoff genau festzustellen. Einige Kulturen sowohl mit Selenit als mit Indigkarmin und Asparagin als Kohlenstoffquelle wurden auch in Wasserstoffatmosphäre gemacht, wobei für diesen Zweck reingezüchtete Amylobacter-Kulturen als Indikator auf genügende Sauerstofffreiheit zugegen waren. Leider zeigte es sich, daß das verwendete Impfmaterial von dem schon anfangs erwähnten *Bacterium coli* verunreinigt war, und da dieses auch anaerob zu leben vermag, darf den Ergebnissen kein entscheidender Wert beigemessen werden. Es sei nur erwähnt, daß die angesetzten Kulturen unter diesen Bedingungen sich ziemlich gut entwickelten. Die Versuche müßten, um völlig eindeutig zu sein, mit reinem Material wiederholt werden, woran ich leider aus äußeren Gründen verhindert war.

VII. Besprechung der Resultate.

Will man sich ein Bild von dem Stoffwechsel unseres Bakteriums machen, so muß man vor allem die Frage nach der Rolle der Selenverbindungen zu beantworten versuchen. Dabei hat man folgende Tatsachen festzuhalten: Das Präparat Se I, das sowohl Natriumselenid als auch Selenit enthält, sowie ein Gemisch von diesen beiden Stoffen in möglichst reinem Zustande bedingen ein gutes Wachstum. Natriumselenid allein gibt kein Wachstum, Natriumselenit aber für sich ruft ein mittelmäßiges Wachstum hervor. Ohne Zugabe vom Präparat Se I oder Natriumselenit oder von einem Stoffe, der diese zu ersetzen vermag, erhält man kein Wachstum. Es ist also klar, daß diese Bakterien nicht unter

gewöhnlichen Kulturbedingungen zu wachsen vermögen, und daß eine Zugabe von Natriumselenit das Wachstum hervorruft, das noch durch die Anwesenheit von Natriumselenid erheblich begünstigt wird. Halten wir uns erst an das Selenit, das hier die Rolle eines bedingenden Faktors zu spielen scheint.

Man könnte sich denken, das Selenit ermögliche als Katalysator das Wachstum. Begnügte man sich mit einer solchen allgemeinen Formulierung, so wäre dies im Grunde gleichbedeutend mit einem Verzicht auf nähere Erklärungsversuche, was hier um so weniger zu empfehlen wäre, als auch einige Befunde gegen die Auffassung des Selenits als eines unveränderlichen Katalysators sprechen. Das Selenit bleibt nicht dauernd unverändert, sondern wird in die Bakterienzellen aufgenommen und daselbst unter Ausscheidung von beträchtlichen Mengen Selens reduziert. Es bliebe dann also nur übrig, in den intrazellularen Selenkörnchen einen Katalysator des Wachstums zu erblicken. Dann müßten aber auch die Stoffe, die durch Reduktion von Indigkarmin, Lackmus usw.[1]), sowie die, die durch Verarbeitung von Natriumthiosulfat durch die Bakterien entstehen, dieselbe katalysatorische Wirkung ausüben, obwohl sie unter sich und mit dem Selen nichts Gemeinsames haben.

Man kann aber über diese allgemein gehaltene Annahme eines katalysatorischen Effekts der fraglichen Stoffe hinausgehen und den Versuch machen, eine besondere Erklärung ihrer Wirkungsweise zu geben. Es sprechen nämlich viele Tatsachen dafür, daß wir es hier mit einer Sauerstoffquelle des Organismus zu tun haben.

Das Selenit wird reduziert; seine Verwendung hat also nichts mit der Oxydation des Thiosulfates zu tun, wodurch die Thionsäurebakterien ihre Energie gewinnen. Das Produkt der Reduktion ist metallisches Selen. Keine Tatsachen sprechen dafür, daß die Reduktion noch weiter bis zum Selenwasserstoff ginge. Die Kulturen, wo nur Selenit zugegen war, rochen nie weder nach Selenwasserstoff noch nach der organischen Selenverbindung[2]), die immer die Anwesenheit von Selenid in den Kulturen begleitete, sobald ein Wachstum zustande gekommen war.

Die Reduktion des Selenits zu Selen ist keine spezielle Eigentümlichkeit unseres Bakteriums. Im Gegenteil kommt sie den meisten Bakterien zu, wie es aus den Arbeiten von Chabrie und

1) Mit diesen Stoffen ist Wachstum erzielt worden. Vgl. Tabelle V, S. 112/113.

2) Vgl. S. 103 u. 109.

Lapique[1]), Scheurlen[2]), Klett[3]), Maaßen[4]) und Gosio[5]) hervorgeht[6]). Das Eigenartige bei meinen Versuchen ist jedoch, daß es nie gelang, die Bakterien ohne Selenit oder einen Ersatzstoff zur Entwicklung zu bringen. Ist man schon deshalb versucht, in dem leicht Sauerstoff-abgebenden Selenit eine Sauerstoffquelle statt des offenbar unbrauchbaren atmosphärischen Sauerstoffs zu erblicken, so wird diese Auffassung noch sehr durch die Art der zum Ersatz tauglichen Stoffe gestützt. Außer Natriumselenit haben noch Indigkarmin, Lackmus, Methylenblau und Natriumthiosulfat Wachstum hervorrufen können. Diese Verbindungen, die den verschiedensten chemischen Gruppen angehören, haben, soweit ich sehe, nur das gemeinsam, daß sie leicht Sauerstoff abgeben resp. unter Freigabe von Sauerstoff reagieren, mit anderen Worten, daß sie als Sauerstoffquellen dienen können. Unter diesen müßte, wenn unsere Annahme zutrifft, das Indigkarmin die wertvollste sein, weil es nicht nur den einmal im Moleküle vorhandenen Sauerstoff leicht abgibt, sondern auch als Überträger für den atmosphärischen Sauerstoff wirken könnte. Wie bekannt, nimmt die farblose Leukoform des Farbstoffes außerordentlich leicht Sauerstoff auf und geht in die farbige Verbindung über, die dann wieder den Sauerstoff abliefern kann. Beim Selenit ist etwas Ähnliches ausgeschlossen. Da bleibt das Selen unverändert in den Zellen und das Selenit kann somit nur mit dem in seinem Molekül ursprünglich gebundenen Sauerstoff dienen. Inwieweit die erörterte Möglichkeit zur Übertragung des atmosphärischen Sauerstoffs eine Rolle bei den Kulturen mit Indigkarmin gespielt hat, habe ich nicht näher untersucht. Zwar ergaben die Versuche mit Indigkarmin meist ein etwas besseres Wachstum als die mit Selenit (vgl. Tabelle V auf S. 112/113). Einwandfrei hätte die Frage nur durch anaerobe Kultur entschieden werden können. Den Ergebnissen meiner Versuche in dieser Richtung kann ich aber zunächst keine entscheidende Bedeutung beimessen, da die fraglichen Kulturen sich als verunreinigt herausstellten (vgl. S. 113).

---

1) Compt. rend., T. 110 (1890), p. 152.

2) Zeitschr. f. Hygiene usw., Bd. 33 (1900), S. 135.

3) Ebenda, S. 137.

4) Arbeiten a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 18 (1901), S. 475.

5) Zeitschr. f. Hygiene usw., Bd. 51 (1905), S. 65.

6) Die Reduktion wird nach Maaßen (Arbeiten a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 21 (1904), S. 377) von Enzymen vollbracht, die auch in Preßsäften tätig bleiben.

Die Stoffe, die untauglich zur Erzeugung eines Wachstums waren, können entweder gar nicht oder schwerer Sauerstoff abspalten als die tauglichen. Natriumselenid und Kaliumsulfid enthalten keinen Sauerstoff. Kaliumnitrat und Sulfate sind relativ schwer reduzierbar. Kaliumtellurit ist zwar von Gosio[1]) vor dem Natriumselenit als Indikator für durch Bakterien verursachte Reduktionen und damit für das Bakterienleben selbst bevorzugt worden. Auch Maaßen[2]) und Pollacci[3]) haben Pilze Tellurit reduzieren sehen. Das Tellurit ist also nach diesen Arbeiten nicht schwer reduzierbar[4]), doch bezeichnet es Gosio als erheblich resistenter gegen Reduktionswirkungen als das Selenit.

Befremdend und anscheinend unerklärlich wirkt die Tatsache, daß wohl das Natriumthiosulfat, nicht aber das nahestehende Sulfit Wachstum hervorruft[5]).

Den von mir studierten Bakterien wäre nach meiner Ansicht der freie Sauerstoff keine genügende Sauerstoffquelle. Die Ursache ist nicht eine Anpassung an das anaerobe Leben und eine damit oft zusammenhängende Empfindlichkeit für den atmosphärischen Sauerstoff, denn die Bakterien wuchsen ja an der Luft sehr gut. Will man einen Versuch zur Erklärung wagen, könnte man vielleicht sagen, daß der molekulare Sauerstoff zu schwer aktivierbar scheint, d. h. die Stoffe scheinen zu fehlen, die die Übertragung des Luftsauerstoffs in genügenden Mengen auf die zu oxydierenden

---

1) A. a. O.

2) Arbeiten a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 18 (1901), S. 475.

3) Atti dell'Inst. Bot. dell'Università di Pavia, Vol. 15, Ser. II (1914), p. 281.

4) Nach Gloger (Zentralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 40 (1906), S. 584) beruht die Ausfällung von schwarzem Niederschlag in Zellen bei Anwesenheit von Tellurit nicht auf einer einfachen Reduktionswirkung, sondern hängt davon ab, ob Bedingungen zur Fällung von TeS vorhanden sind oder nicht.

5) Bei einer Berechnung ergibt sich, daß die theoretische Reaktion zwischen $Na_2S_2O_3$ und Alkohol, wodurch der Alkohol zu CO_2 oxydiert, das $Na_2S_2O_3$ zu S reduziert wird, exotherm ist. Die entsprechende Reaktion zwischen Na_2SO_3 und Alkohol steht dagegen auf der Grenze zu den endothermen Reaktionen. Obwohl der Umsatz nicht so einfach zu denken ist, sind doch die erwähnten theoretischen Reaktionen dafür entscheidend, ob in einem oder anderem Falle Energie zur Verfügung steht oder nicht. Wenn die Reaktion Na_2SO_3 + Alkohol keine, die Reaktion $Na_2S_2O_3$ + Alkohol dagegen eine beträchtliche Menge Energie gibt, so muß, vorausgesetzt, daß Na_2SO_3 und $Na_2S_2O_3$ als O-Quellen wirken sollen, das Wachstum bei Benutzung des ersten Salzes ausbleiben, während ein Gedeihen bei Verwendung des zweiten möglich ist. Erwähnt sei noch, daß die Reaktionen zwischen Na_2SeO_3 und Alkohol, Asparagin usw. stark exotherm sind.

Verbindungen bewirken. Die Rolle dieser Sauerstoffüberträger, „Katalysatoren", „Induktoren" (vgl. Oppenheimer, Die Fermente, Aufl. IV, S. 757 f.) hat man sich so zu denken, daß sie eine Oxydation herbeiführen, die nur auf die Stoffe wirkt, die als Brennmaterial dienen. Es ist nämlich, wie Pfeffer[1]) zeigte, kein allgemeines Oxydationsvermögen im Plasma vorhanden. Wenn es auch als Regel gelten mag, daß der Sauerstoff, „sofern er geboten ist, immer in mehr oder minder hohem Grade in den Stoffwechsel gerissen wird" (Pfeffer, a. a. O., S. 556), so wäre eine Ausnahme meines Erachtens nicht befremdend, wenn man bedenkt, daß das Eintreten von Reaktionen, hier Oxydationen, die in vitro nicht oder sehr langsam verlaufen, im Plasma von dem Vorhandensein spezifischer Verbindungen, der Enzyme, abhängen muß. Daß bei meinen Bakterien eine solche Ausnahme vorhanden wäre, kann ich nicht sicher behaupten. Zwar scheint der freie Sauerstoff insofern vollkommen indifferent, daß er weder Entwicklung hervorruft, noch einem durch geeignete Sauerstoffquellen zustande gekommenen Wachstum schadet. Die Möglichkeit besteht aber noch immer, daß er doch irgend eine Rolle spielen und in ein schon vorhandenes Wachstum eingreifen könnte.

Für das Wachstum ist, wie schon oft hervorgehoben wurde, das Vorhandensein von Stoffen notwendig, die leicht atomistischen Sauerstoff abgeben resp. unter Freigabe von solchem reagieren, und so selbst den vermuteten Mangel an zelleignen Sauerstoffüberträgern ausfüllen könnten. Bei meinen Versuchen haben Natriumselenit und Farbstoffe, wie z. B. Indigkarmin, in dieser Hinsicht die wichtigste Rolle gespielt. Es wäre kurzsichtig zu denken, daß diese Verbindungen, die beim natürlichen Leben der Bakterien kaum in Frage kommen, die besten oder gar die einzigen Sauerstoffquellen wären. Im Bodenschlamm des Kieler Hafens werden viele organische Stoffe vorhanden sein, die leicht Sauerstoff unter Oxydation der Zellstoffe abspalten oder sonst unter Energieabgabe reagieren. Die nützlichen Verbindungen können, wie schon die Experimente mit Natriumselenit und Indigkarmin zeigen, sehr verschiedener Natur sein. Die Hauptsache ist, daß sie leicht reagieren. In dieser Hinsicht besteht nicht einmal das Kaliumtellurit, das sonst von den meisten Bakterien reduziert wird, die Probe.

---

1) Pflanzenphysiologie, Aufl. II, Bd. I, S. 551 f.

Entscheidend für die Auffassung, daß das Selenit, das Indigkarmin usw. bei unseren Bakterien die Rolle einer Sauerstoffquelle spielt, ist es natürlich nicht, daß diese Stoffe aufgenommen werden. Es hat ja Pfeffer[1]) gezeigt, daß Farbstoffe, darunter auch das Methylenblau, in pflanzlichen Zellen gespeichert werden, ohne daß von einer Bedeutung der Verbindungen im Stoffwechsel der Zellen die Rede sein kann. Auch das Selenit, das, wie schon gesagt, in den meisten Bakterienzellen aufgenommen und reduziert wird, dürfte da kaum eine Rolle spielen. Jedenfalls ist es nach Versuchen von Scheurlen[2]) mit Milzbrandbakterien und von Klett[3]) mit typisch aeroben Bakterien klar, daß das Selenit nicht diesen Organismen als Ersatz für den atmosphärischen Sauerstoff dienen kann. Für uns ist von Bedeutung die Tatsache, daß ein Organismus, der in Anwesenheit des freien Sauerstoffs nicht zu wachsen vermag, durch das Darbieten von mehreren Stoffen zur Entwicklung gebracht wird, die nicht nur einer nachweislichen Reduktion in den Zellen unterliegen, sondern auch als einzige gemeinsame Eigenschaft diese leichte Reduzierbarkeit haben, d. i. die Fähigkeit, Sauerstoff in statu nascendi abzugeben. Dies berechtigt meiner Ansicht nach mit großer Wahrscheinlichkeit zur Auffassung der fraglichen Stoffe als Sauerstoffquellen.

Wenn wir nun zur Diskussion des Natriumselenids und dessen Bedeutung für das Bakterienwachstum übergehen, muß an folgende Tatsachen erinnert werden: Reines Selenid kann für sich kein Wachstum hervorrufen. Zu einer Kultur mit Selenit hinzugefügt, bewirkt das Selenid ein etwa doppelt kräftigeres Wachstum. Dabei ist die Ausscheidung von Selen in den Zellen viel intensiver, was die Kulturen meist dunkelrot macht. Ein starker, übler Geruch von organischen Selenverbindungen tritt immer, und zwar unabhängig von der Art der Kohlenstoffquelle auf.

Auch hier könnte man sich vielleicht nur damit begnügen, die Wirkung des Selenids als eine katalytische zu bezeichnen, dies um so mehr, als es sich in diesem Falle nicht um einen bedingenden,

1) Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Tübinger Untersuchungen, 1886—88, Bd. 2, S. 179.

2) Zeitschr. f. Hygiene usw., Bd. 33 (1900), S. 135.

3) Ebenda, S. 137.

sondern nur einen begünstigenden Faktor handelt. Gegen diese Auffassung sind aber Bedenken derselben Art vorhanden, wie sie beim Selenit hervorgehoben wurden. Das Selenid wird ebenso wie das Selenit in den Zellen aufgenommen. Wäre dies nicht der Fall, könnte man schwerlich das Auftreten der übelriechenden Gase erklären, die nach Maaßens[1]) Untersuchungen an Bakterien und Pilzen auf einer Äthylierung beruhen sollen. Da dieser Geruch, den man übrigens unmöglich mit dem des Selenwasserstoffs verwechseln kann, nicht bei den Kulturen mit Selenit, sondern nur bei Gegenwart von Selenid auftrat, muß er einer Äthylierung kleiner Mengen Selenids resp. Selenwasserstoffs zugeschrieben werden, und da weiter diese Äthylierung kaum in dem Nährmedium außerhalb der Zellen vollbracht werden kann, kommt man eben zu der Annahme, daß das Selenid in die Zellen gelangen muß. Werden aber einmal sowohl Selenid als Selenit aufgenommen, so ist es schwer einzusehen, warum sie in den Zellen nicht reagieren sollten. Die Reaktion

$$2\,Na_2Se + Na_2SeO_3 + 3\,H_2O = 6\,NaOH + 3\,Se$$

findet schon allmählich in einer Lösung von Selenid und Selenit statt, und nur einer erheblichen Verzögerung des Reaktionsverlaufes durch den Agar verdankt man es, daß man Natriumselenid überhaupt lange Zeit im Nährboden haben kann. Setzt man nun keine lokale Trennung der beiden Reaktionskomponenten im Zellinnern oder eine sonstige Verhinderung des Vorganges voraus, so muß schon aus chemischen Gründen das Selenit das Selenid oxydieren und das Selenid das Selenit reduzieren. Das Selenid würde also in den Zellen verbraucht, was mit dem Begriffe eines Katalysators nicht gut vereinbar ist. Freilich kann man sich die Sache noch so vorstellen, daß zwar ein Teil des Selenids verbraucht wird, ein anderer Teil aber noch dauernd katalytisch wirksam bleibt.

Die Reaktion zwischen Selenid und Selenit, die, wie wir sahen, stattfinden muß, selbst wenn sie durch keine enzymatische Wirksamkeit in den Zellen unterstützt wird, ist selbstverständlich ein exothermer Vorgang, der als Energiequelle dienen kann. Es liegt deshalb nahe, in dem begünstigten Wachstum der Bakterien den Einfluß der neuen Energiequelle zu erblicken. Damit wäre ein positiver Versuch gewagt zur Erklärung, warum die Bakterien bei

1) Arbeiten a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 18 (1901), S. 475.

Anwesenheit von Selenid so viel besser gedeihen. Ob es sich um einen Zuschuß zu der durch Verbrennung der Kohlenstoffquelle erzeugten Energie handelt, oder ob die Oxydation des Selenids allein mit so günstigem Ergebnis als Energiequelle dient, ist eine Frage, die zu sehr in der Luft schwebt, als daß man eine bestimmte Meinung darüber äußern könnte. Für die zweite Annahme spricht allerdings die Tatsache, daß im Präparate Se I, das ja das beste Wachstum erzeugte, mehr Selenid als Selenit enthalten sein dürfte. Demnach müßte kein Selenit zur Oxydation der Kohlenstoffquelle übrig bleiben, da es ja notwendig von dem viel leichter oxydablen Selenid verbraucht wird. Die Kohlenstoffquelle aber würde in diesem Falle vor Oxydation geschützt werden und somit nur als Baustoff dienen können.

Im Anschluß an die vermutete Rolle des Selenids als Energiequelle mögen die Versuche über die Kohlenstoffquelle erörtert werden. Zuerst sei hervorgehoben, daß unsere Bakterien eine besondere Kohlenstoffquelle unbedingt nötig haben; das Kohlendioxyd der Luft sowie die gewöhnlich in der Luft vorhandenen organischen Verunreinigungen können nicht ausgenützt werden. Eigentümlich ist, daß Pepton und Fleischextrakt, die doch als gute Bakteriennahrung bekannt sind, hier vollkommen versagen. Bei der Beurteilung der Nährwerte sonstiger Kohlenstoffquellen ist es nicht gleichgültig, ob sie zusammen mit reinem Selenit oder einem Gemisch von Selenit und Selenid geboten wurden. Ein Vergleich zwischen den beiden Kolumnen der Tabelle IV (S. 110) ergibt dies ohne weiteres.

Die erste Kolumne der Tabelle IV behandelt Versuche, die mit einem Gemisch von Selenit und Selenid (dem Präparate Se I) ausgeführt wurden. Da steht der Äthylalkohol in erster Reihe, vor Methyl- und Butylalkohol, die denselben Nährwert wie Asparagin haben. Die Dextrose zeigt nur ein schlechtes Wachstumsergebnis. Die zweite Kolumne mit Versuchen, wo als Zusatz reiner Selenit verwendet wurde, zeigt dagegen Dextrose und Asparagin am ersten Platze, vor den Alkoholen. Diese Tatsachen lassen sich gut in Einklang mit der Hypothese vom Selenid als Energiequelle bringen. Wo Selenid zugegen ist, kann die Kohlenstoffquelle mehr oder weniger vollständig zum Aufbau verwendet werden. Die guten Brennstoffe, Asparagin, besonders aber Dextrose, können unter diesen Umständen nicht zur Geltung kommen. Ist kein Selenid dabei, nehmen sie ihren gewöhnlichen Platz wieder

ein und stehen vor den zweifelsohne als Brennmaterial minderwertigen Alkoholen. Noch sei darauf aufmerksam gemacht, mit wie kleinen Mengen Kohlenstoffnahrung, besonders Alkohol, die Bakterien auskommen, wenigstens wenn Selenid und Selenit zusammen geboten werden. Es genügen schon die Alkoholdämpfe, die von 50 ccm einer 0,1 proz. Alkohollösung zu einem Luftraum von 5,5 l abgegeben werden (etwa 0,11 mg pro Liter), um ein gutes Wachstum hervorzurufen. Diese bescheidenen Ansprüche auf Kohlenstoffnahrung erinnern an den *Bacillus oligocarbophilus* von Beijerinck und van Delden[1]), der allerdings schon unter den gewöhnlich in der Luft vorhandenen organischen Verbindungen seine besten C-Quellen findet. Bei meinen Bakterien war, wie gesagt, Alkohol in der Luft notwendig, unter Umständen aber nur in so kleinen Mengen, wie sie durch Umgehen mit Alkohol im Laboratorium zustande kommen.

Sucht man Anknüpfungspunkte zwischen den Bakterien, die den Gegenstand dieser Untersuchung bildeten, und anderen früher bekannten Organismen, so sind sie wohl unter den schlamm- und erdebewohnenden Mikroorganismen zu finden. Mit den von Winogradsky[2]), Keil[3]) u. a. untersuchten Schwefelbakterien, mit den Nathansohnschen[4]) sog. Thionsäurebakterien sowie mit dem zu derselben Gruppe gehörenden *Thiobacillus thioparus* von Beijerinck[5]) und Jacobsen[6]) haben meine Bakterien offenbar nichts zu tun. Jene gewinnen ja durch Oxydation verschiedener anorganischer Schwefelverbindungen mittels des atmosphärischen Sauerstoffs Energie genug für die Reduktion des Kohlendioxyds. Bei diesen wurde es einwandfrei gezeigt, daß der atmosphärische Sauerstoff die erforderliche Energiereaktion nicht zustande bringen kann, und daß das Kohlendioxyd überhaupt keine Rolle spielt.

Gewisse Beziehungen könnte man aber zu einigen denitrifizierenden Bakterien finden. Der von Beijerinck[7]) beschriebene *Thiobacillus denitrificans* und die ähnlichen von Lieske[8]) und

1) Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 10 (1903), S. 33.

2) Bot. Ztg., Bd. 45 (1887), S. 489 und Beiträge zur Morphologie u. Physiologie d. Bakterien, 1888, Heft 1.

3) Cohns Beiträge, Bd. 11 (1912), S. 335.

4) Mitteil. a. d. Zoolog. Station zu Neapel, Bd. 15 (1902), S. 655.

5) Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 11 (1904), S. 593.

6) Folia Microbiologica, Bd. 1 (1912), S. 487 und Bd. 3 (1914), S. 155.

7) A. a. O.

8) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 30 (1912), S. (12).

Gehring[1]) studierten Bakterien benutzen nämlich als Sauerstoffquelle nicht den Luftsauerstoff, sondern eine sauerstoffreiche, reduzierbare Verbindung, das Kaliumnitrat. Als oxydierbare Stoffe werden Schwefelwasserstoff, Schwefel, Natriumthiosulfat usw. verwendet. Dieser Stoffwechsel wäre somit mit der bei meinen Bakterien offenbar vorkommenden Energiereaktion zwischen der Sauerstoffquelle Selenit und dem oxydierbaren Stoff Selenid vergleichbar. Unterschiede bestehen darin, daß die genannten denitrifizierenden Bakterien sauerstoffliehend sind und als Kohlenstoffquelle nicht organischen Kohlenstoff nötig haben, sondern mit Karbonaten auskommen.

Weitere Anknüpfungspunkte sind wohl zu einigen reduzierenden Schwefelbakterien vorhanden, namentlich zu dem *Spirillum desulfuricans* von Beijerinck[2]) und der *Microspira aestuarii* von van Delden[3]). Diese brauchen organische Kohlenstoffnahrung, reduzieren Schwefelverbindungen und kommen außerdem an gleichen Lokalitäten vor wie meine Bakterien. Sie sind aber streng anaerob, was meine Bakterien nicht sind, und haben ein ungemein kräftigeres Reduktionsvermögen.

Im Vergleich mit anderen Organismen sind meine Bakterien als sehr niedrig stehend zu betrachten. Spuren von morphologischer Differenzierung waren schon wegen der Kleinheit nicht zu entdecken. Ich halte es nicht für unmöglich, daß sie auch in ihrem Stoffwechsel sehr primitiv ausgerüstet und zufolge dessen weniger spezialisiert sind in bezug auf die Stoffe, die zur Energiebeschaffung dienen können. Energiereaktionen, wie die mit Hilfe des molekularen Sauerstoffs, die einen besonderen enzymatischen Apparat voraussetzen, fehlen vielleicht. Dagegen können möglicherweise eine ganze Menge exothermer Reaktionen, die sich gewöhnlich im Bodenschlamme abspielen, zum Erhalten des Lebens dienen, wenn nur die teilnehmenden Verbindungen in die Zellen hinein gelangen und daselbst genügend leicht reagieren. Dies sei nicht gesagt, um zu behaupten, daß es gerade bei meinen Bakterien zutreffen müsse (um das sicher behaupten zu können, reichen die beobachteten Tatsachen nicht aus), sondern mehr, um auf die Möglichkeit solcher allerprimitivsten Organismen aufmerksam zu machen.

1) Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 42 (1914), S. 402.

2) Daselbst, Bd. 1 (1895), S. 1, 49 u. 104.

3) Daselbst, Bd. 11 (1903), S. 81 u. 113.

Ob die Bakterienart, die der Hauptgegenstand dieser Arbeit war, früher beobachtet worden ist, ist wohl unmöglich zu entscheiden. Jedenfalls war der Stoffwechsel, der hier mit manchen Lücken beschrieben wurde und welcher die einzigen sicheren Erkennungszeichen birgt, nicht vorher bekannt. Van Delden[1]) berichtet, daß er beim Kultivieren seiner sulfatreduzierenden *Microspira aestuarii*, die aus ähnlichem, schwefelwasserstoffhaltigem Seebodenschlamme, wie meine Bakterien, isoliert wurde, immer in jungen Kulturen einen *Micrococcus* beobachtet habe. Andererseits sah ich in den ersten Rohkulturen meines Bakteriums immer ein schnell bewegliches Spirillum, das mit der *Microspira aestuarii* van Deldens möglicherweise identisch sein könnte. Die Spirillen verschwanden beim weiteren Kultivieren sehr schnell, dagegen waren die zur Gruppe des *Bacterium coli* gehörenden Organismen, wie schon berichtet wurde, wenn sie auftraten, sehr schwer zu entfernen[2]). Ob nun der von van Delden beobachtete *Micrococcus* und der meinige dieselben sind, kann nicht entschieden werden. Die gleichen Standorte und die Gesellschaft lassen es jedenfalls als möglich erscheinen. Mangels mikroskopischer oder, kurz ausdrückbarer, physiologischer Merkmale schlage ich für meine Bakterie den Namen *Micrococcus selenicus* vor. Mit diesem Namen sei nicht gesagt, daß die Bakterie speziell an Selen durch besondere Beziehungen gebunden wäre, sondern nur an die Umstände erinnert, worunter sie zuerst gezüchtet wurde. Ihre charakteristischen Eigenschaften und ihr Stoffwechsel sind, soweit die in manchem Punkte unvollständigen Untersuchungen darüber Aufklärung bringen, am Schlusse der Arbeit noch einmal kurz zusammengefaßt.

VIII. Das Bakterium B.

Um das Wesen der auf S. 100 erwähnten Bakterie B aufzuklären, habe ich eine Menge Kulturen mit dieser Art gemacht. Da aber die Versuche nichts Interessantes zutage brachten, kann ich mich darüber kurz fassen.

Auch diese Organismen sind außerordentlich klein. Sie sind

---

1) A. a. O.

2) Abhängig vom *Bact. coli*, etwa so wie das eine denitrifizierende Bakterium von Burri und Stutzer (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 1 (1895), S. 257, 350 u. 422), ist meine Bakterie sicher nicht.

ovaler Form, meistens zweimal so lang wie breit. Die Länge schätze ich auf etwa 0,6 μ. Sehr häufig bleiben die Zellen nach der Teilung zu zwei und zwei zusammenhängend. Mit Methylenblau werden sie besonders gut gefärbt. Geißelfärbungen waren auch hier erfolglos, obwohl die Bakterien den Eindruck machten, als ob sie selbständig beweglich seien. Die Kolonien auf selenfreiem Nährboden[1]) waren kleinen, opaleszierenden Flüssigkeitstropfen ähnlich, hatten also keine festere Konsistenz. Die oberflächlichen Kolonien wuchsen etwas schneller und wurden auch größer als bei A, die im Agar eingeschlossenen dagegen blieben immer sehr klein und brauchten eine geraume Zeit, um sichtbare Dimensionen zu erreichen.

Beim Züchten fiel vor allem auf, daß diese Organismen, im Gegensatz zu den früheren, auf Nährböden gut wuchsen, die Se II (reines Na_2Se), K_2S, Na_2SO_3, Na_2SeO_4, aber auch keine von den Selen- oder Schwefelverbindungen enthielten. Die Kolonien blieben in allen diesen Fällen farblos, ohne bemerkbare Selen- oder Schwefelausscheidung, dagegen färbten sie sich durch intrazelluläres Selen hellrot, wenn Na_2SeO_3 zugegen war. Aus den vielmals wiederholten Versuchen ging also hervor, daß das Bakterium B sich in keiner Hinsicht von dem gewöhnlichen aeroben Bakterientypus unterscheidet, wenn man ihm vielleicht nicht eine größere Resistenz gegen Selenverbindungen und bescheidene Ansprüche auf Kohlenstoffnahrung zuschreiben wollte. Mit diesem Erkenntnis erübrigt sich ein näherer Bericht über meine Versuche, die außer mit den schon genannten Stoffen mit einigen Kohlenstoffquellen gemacht wurden.

IX. Zusammenfassung der Resultate.

1. Es wurde gezeigt, daß eine aus dem Bodenschlamme des Kieler Hafens gewonnene, zu dem Nathansohn-Beijerinckschen *Thiobacillus thioparus* gehörende Bakterienart sich nicht entwickelte, wenn statt Natriumsulfid oder Thiosulfat Natriumselenid geboten wurde.
2. Aus derselben Bodenschlammprobe wurde eine andere Bakterie isoliert, für die ich den Namen *Micrococcus*

1) Dieselbe Mineralsalzlösung, wie bei der Bakterie A, wurde auch hier benutzt.

selenicus vorschlage und die sich durch folgende Merkmale kennzeichnet:

a) Es ist ein meist kugelrunder *Micrococcus* von Dimensionen unter 0,5 μ, färbbar mit Methylenblau und Karbolfuchsin.

b) Die Einzelkolonien auf Agar sind sehr klein (1 mm Durchmesser), gallertartig und sich etwas über das Substrat erhebend. Strich- und Tropfenkulturen besitzen gleichfalls ein sehr beschränktes Ausbreitungsvermögen.

c) Die Zeit bis Erscheinen der Kolonien auf günstigem Nährboden beträgt etwa 5—10 Tage.

d) Der *Micrococcus* konnte nicht gezüchtet werden, wenn als einzige Sauerstoffquelle der atmosphärische Sauerstoff zugegen war. (Ein orientierender Versuch deutet darauf hin, daß anaerobes Wachsen möglich ist.)

e) Beim Züchten an der Luft können folgende Stoffe unter gleichzeitiger intrazellulärer Reduktion Wachstum hervorrufen: Natriumselenit, Natriumthiosulfat, Natriumselenat (Spuren), Indigkarmin, Methylenblau und Lackmus. Unwirksam sind: Kaliumnitrat, Sulfate, Natriumsulfit, Kaliumsulfid, Natriumselenid, Kaliumtellurit.

f) Als oxydierbare Verbindungen können die Kohlenstoffquellen, wahrscheinlich aber auch das Natriumselenid benutzt werden. Wenn das Selenid (zugleich mit Natriumselenit) geboten wird, ist das Wachstum unverhältnismäßig kräftiger.

g) Bei Anwesenheit von Selenid (neben dem Selenit), wo nach meiner Deutung eine Schonung der Kohlenstoffnahrung als Energiequelle ermöglicht wird, sind die geprüften Kohlenstoffquellen (Aufbaustoffe) in nachstehender Reihenfolge günstig: Äthylalkohol, Iso-Butylalkohol, Asparagin, Methylalkohol, Iso-Amylalkohol, Dextrose. Untauglich waren: Pepton, Fleischextrakt, Erbsendekokt, sowie das Kohlendioxyd und gewöhnliche organische Verbindungen der Luft. Bei Abwesenheit von Selenid (die C-Nahrung dient in vollem Umfange sowohl als Energiequelle als auch als Baumaterial) war die Reihenfolge: Asparagin, Dextrose, Äthylalkohol,

Iso-Butylalkohol, Iso-Amylalkohol, Fleischextrakt (Spuren?). Untauglich waren Pepton, sowie das Kohlendioxyd und die gewöhnlichen organischen Verunreinigungen der Luft. In beiden Fällen wurde Natriumselenit als Wachstumserreger (Sauerstoffquelle) benutzt.

3. Ferner wurde aus derselben Schlammprobe noch eine Kurzstäbchen-Bakterie isoliert, die auf ziemlich stark natriumselenidhaltigem Nährboden und mit sehr wenig Kohlenstoffnahrung wuchs, sich aber sonst nicht von dem Typus der gewöhnlichen Aeroben unterschied.

Zum Schluß sei es mir erlaubt, Herrn Geheimen Rat Prof. Dr. W. Pfeffer, auf dessen Anregung und in dessen Institut zu Leipzig diese Arbeit ausgeführt wurde, meinen ergebensten Dank für seine wohlwollende Unterstützung auszusprechen. Auch den Herren Prof. Dr. H. Miehe und Privatdozent Dr. J. Buder bin ich zu bestem Dank verpflichtet.

Literatur-Verzeichnis.

Beijerinck, M. W., Über *Spirillum desulfuricans* als Ursache von Sulfatreduktion. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 1 (1895), S. 1, 49, 104.

— —, Über Bakterien, welche sich im Dunkeln mit Kohlensäure als Kohlenstoffquelle ernähren können. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 11 (1904), S. 593.

Beijerinck, M. W. und van Delden, A., Über eine farblose Bakterie, deren Kohlenstoffnahrung aus der atmosphärischen Luft herrührt. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 30 (1903), S. 33.

Burri, R. und Stutzer, A., Über Nitrat zerstörende Bakterien und den durch dieselben bedingten Stickstoffverlust. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 1 (1895), S. 257, 350 u. 422.

Chabrie, C. und Lapique, L., Sur l'action physiologique de l'acide selenieux. Compt. rend., T. 110 (1890), p. 152.

Van Delden, A., Beitrag zur Kenntnis der Sulfatreduktion durch Bakterien. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 11 (1903), S. 81 u. 113.

Gehring, A., Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Verbreitung denitrifizierender Thiosulfat-Bakterien. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 42 (1914), S. 402.

Gloger, R., Kalium tellurosum in der Medizin und Hygiene. Zentralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 40 (1906), S. 584.

Gosio, B., Indikatoren des Bakterienlebens und ihre praktische Bedeutung. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 51 (1905), S. 65.

Jacobsen, H. C., Die Oxydation von elementarem Schwefel durch Bakterien. Folia Microbiologica, Bd. I (1912), S. 487 und Bd. III (1914), S. 155.

Keil, F., Beiträge zur Physiologie der farblosen Schwefelbakterien. Cohns Beiträge, Bd. 11 (1912), S. 335.

Klett, A., Zur Kenntnis der reduzierenden Eigenschaften der Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 33 (1900), S. 137.

Lieske, R., Untersuchungen über die Physiologie denitrifizierender Schwefelbakterien. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 30 (1912), S. (12).

Maaßen, A., Die biologische Methode Gosios zum Nachweis des Arsens und die Bildung organischer Arsen-, Selen- und Tellurverbindungen durch Schimmelpilze und Bakterien. Arbeiten a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 18 (1901), S. 475.

— —, Über das Reduktionsvermögen der Bakterien und über reduzierende Stoffe in pflanzlichen und tierischen Zellen. Arbeiten a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 21 (1904), S. 377.

Nathansohn, A., Über eine neue Gruppe von Schwefelbakterien und ihren Stoffwechsel. Mitteil. a. d. Zoolog. Station zu Neapel, Bd. 15 (1902), S. 655.

Oppenheimer, C., Die Fermente, Aufl. IV.

Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. Tübinger Untersuchungen, Bd. 2 (1886—88), S. 179.

— —, Pflanzenphysiologie, Aufl. II.

Pollacci, G., Sulla bioreazione del tellurio e sulla sua applicazione pratica agli studi di fisiologia e di patologia vegetale. Atti dell' Inst. Bot. dell' Università di Pavia, Vol. 15, Ser. II (1914), p. 281.

Scheurlen, Die Verwendung der selenigen und tellurigen Säure in der Bakteriologie. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 33 (1900), S. 135.

Winogradsky, S., Über Schwefelbakterien. Bot. Ztg., Bd. 45 (1887), S. 489 und Beiträge z. Morphologie u. Physiologie d. Bakterien, 1888, Heft 1.



Inhalt

des vorliegenden 1. Heftes, Band LVII.

Inhalt.

Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität.

Von

Gisela und **Friedl Weber.**

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der Universität Graz.)

Mit 11 Textfiguren.

Einleitung.

Nach beendigter Reizung sind zunächst unsichtbare Vorgänge am Werke, „die auf die Reaktion hinarbeiten, d. h. die äußerlich sichtbare Bewegung vorbereiten. Nennen wir sie einmal die unsichtbaren Vorläufer der Krümmung" (Fitting, 5, S. 252). Um die Erforschung dieser „unsichtbaren" Vorläufer der sichtbaren Reizreaktionen ist man schon lange bemüht. G. Kraus (25) hat gezeigt, daß im horizontal gelegten Sproß der Zuckergehalt der Unterseite zunächst zunimmt, während der Säuregehalt abnimmt. In neuester Zeit suchten Czapek (2), Grottian (10), Grafe und Linsbauer (8, 9) und Schley (34) nach Stoffwechselvorgängen als primäre Folge geotropischer Reizung. Linsbauer (9, S. 2) hat aber schon darauf hingewiesen, daß der „primäre Reizeffekt, i. e. die erste Zustandsänderung infolge der Reizwirkung", vielleicht „überhaupt nicht chemischer, sondern physikalischer Natur" sein könnte. Tatsächlich hat Lepeschkin (26) [und Tröndle (36)] eine physikalische Änderung des Plasmas durch den Lichtreiz nachgewiesen, indem er zeigte, daß das Licht die Permeabilität des Protoplasmas beträchtlich steigert und daß auch umgekehrt durch Verdunkelung in den Geweben photonastischer Pflanzen eine Abnahme der Plasmapermeabilität vor sich geht. Nicht nur nach chemisch-physikalischen Veränderungen als unmittelbarem Effekt verschiedener Reize wurde geforscht, sondern auch nach cyto-

logischen. Hierher gehören die Untersuchungen von Nemec (29) und Georgewitch (7), die am Plasma resp. Kern geotropisch gereizter Zellen eigenartige aktive Umlagerungen beobachten konnten, ferner die die Statolithentheorie begründenden Arbeiten von Haberlandt und Nemec. Die in den letzterwähnten Publikationen beschriebenen Veränderungen in geotropisch gereizten Zellen wurden im wesentlichen erschlossen an nach erfolgter Reizung getöteten, fixierten Pflanzenteilen. Erst 1912 berichtete Heilbronn (18), daß es möglich sei, an Schnitten von *Phaseolus* und anderen Keimlingen in lebenden, unversehrten Zellen das Sinken der Statolithenstärke unmittelbar zu beobachten[1]).

Heilbronn bemerkte außerdem in den Zellen der Schnitte eine sich nach dem Sinken der Stärke einstellende Plasmaströmung. Über die Ursache dieser Plasmarotation vermutet Heilbronn (18, S. 145), „daß entweder der Reiz der Schwerkraft selbst es sei, auf den die Zelle durch eine Bewegung ihrer lebenden Substanz reagiert, oder aber, daß das Plasma durch die infolge des Schwerezuges nach unten gleitenden Stärkekörner gezerrt zu einer weiteren Bewegung veranlaßt wird.“ Haberlandt, der auch diese Plasmarotation schon vor Heilbronn beobachtet hat, hielt sie für eine Folge der Verwundung (12, S. 267 und 15, S. 488). Zunächst jedoch tritt (18, S. 142) als Folge der Schnittverletzung, als eine Art Wundchokwirkung, eine so hochgradige Zunahme der Plasmaviskosität, ein Starrezustand des Plasmas, auf, daß jegliche Bewegung der Stärke unterbleibt. Diese Starre klingt innerhalb 10 bis 15 Min. aus, so daß nach Ablauf dieser Zeit nach Umlagerung der Schnitte um 180° die Sinkbewegung einsetzt. In vielen Zellen stellt sich dann nach Heilbronn alsbald die oben erwähnte Plasmaströmung ein, die naturgemäß die Sinkgeschwindigkeit der Stärke beeinflußt. Aber auch in Zellen ohne sichtliche Plasmaströmung kann — wie Heilbronn in einer weiteren Publikation angibt (19) — bei wiederholtem Drehen um 180° eine Beschleunigung der Fallgeschwindigkeit der Statolithen eintreten, die „naturgemäß nur zurückzuführen sein kann auf das Nachlassen der Widerstände, welche das Plasma der fallenden Stärke entgegensetzt“ (19, S. 364, vgl. Tabelle 5, S. 365). Was ist die Ursache dieser Viskositäts-

1) Es sei daran erinnert, daß in einzelnen Fällen schon Haberlandt in lebenden Zellen direkt das Wandern der Stärke im Mikroskop beobachtet hat (12, S. 266 und 15, S. 490).

verringerung? Nach Heilbronns Beobachtungen war die Vermutung eines kausalen Zusammenhanges zwischen Schwerewirkung und Viskositätsänderung des Plasmas naheliegend; doch hat Heilbronn selbst diese Vermutung in den oben zitierten Publikationen nicht direkt ausgesprochen.

Es ist nun das Hauptziel vorliegender Untersuchungen festzustellen, ob tatsächlich auf Lageveränderungen hin, also als Reizeffekt der Schwerkraftswirkung eine Plasma-Viskositätsveränderung erfolgt und in welchem Sinne. Ist eine solche einmal festgestellt, so ist in der mit Hilfe der Heilbronnschen Methode — Messung der Wanderzeit der Stärke — konstatierbaren Zähigkeitsänderung des Plasmas eine primäre Reizreaktion gegeben, die eine weitere Analyse des geotropischen Reizvorganges zu ermöglichen verspricht.

So muß z. B. eine derartige Viskositätsänderung ein willkommenes Kriterium zur Konstatierung einer Reizperzeption abgeben, in Fällen, wo eine makroskopisch sichtbare, geotropische Reizreaktion (Krümmungsbewegung) unterbleibt.

Nach kurzen Angaben über die Versuchsmethode seien im folgenden unsere Versuchsreihen mitgeteilt und die aus denselben unmittelbar resultierenden Tatsachen besprochen. In einer Diskussion der Versuchsergebnisse werden schließlich die Beziehungen derselben zueinander und insbesondere auch zur Statolithentheorie erörtert.

Versuchsmethode.

Obwohl die Methode im wesentlichen derjenigen Heilbronns gleicht, sei immerhin darüber in Kürze Mitteilung gemacht.

Als Versuchspflanzen kamen ausschließlich Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* zur Verwendung und zwar — wo nichts Anderes erwähnt wird — ungekrümmte Dunkelkeimlinge. Sie wurden in feuchten Sägespänen gezogen. Die Mehrzahl der Versuche kam in den Winter- und Frühlingsmonaten (1914) zur Ausführung, und war daher die Temperatur im Aufzuchtsraume (Dunkelkammer ohne Gasleitung) meist ziemlich niedrig (ca. 15—18° C), was zur Folge hatte, daß die Keimlinge erst im Alter von etwa 14 Tagen die zu den Versuchen geeignetste Höhe von 10—15 cm erreichten.

Aus dem oberen Teil eines solchen Keimlings — in einer Region von ungefähr 3—5 cm Entfernung von der Spitze — wurden möglichst rasch Tangential- oder Radialschnitte angefertigt; diese durften, um die mikroskopische Beobachtung nicht zu behindern, nicht zu dick sein, mußten aber doch mindestens eine oder zwei Zellreihen der Stärkescheide unversehrt enthalten. Je ein derartiger Schnitt kam auf den Objektträger in Leitungswasser und wurde mit einem Deckglas bedeckt, dem Glassplitterchen unterlegt waren, um jeden Druck auf das Präparat zu vermeiden. Vor der Reizung der Zellen durch Lageveränderung wurden die Objektträger mit den Präparaten so aufgestellt, daß die Zellen dieselbe Lage im Raume wie im Gewebsverbande (im Keimling) inne hatten. In dieser Stellung verblieben die Präparate stets mindestens 15 Min., um die Wundchokwirkung ausklingen zu lassen. Alsdann wurden die Objektträger mit den Präparaten auf das horizontal gestellte Mikroskop geklemmt. Dieses war nicht um 90° umgelegt, sondern als ganzes in horizontaler Lage an einer kräftigen Drehscheibe befestigt und konnte so mit dieser beliebig gedreht werden. Die Beleuchtung des Gesichtsfeldes geschah mittels zweier Spiegel, die zu den Seiten des Mikroskopes so standen, daß nach jeder Drehung der Scheibe um 180° das Licht richtig einfiel.

Es war jedesmal während der ganzen Versuchsdauer ein und dieselbe Zelle im Auge zu behalten; bei der horizontalen Lage und den wiederholten Drehungen des Mikroskopes kam es bei unserem Instrument leicht zu Störungen in der Zentrierung des Objekttisches, deshalb wurde eben das ganze Mikroskop an der erwähnten Drehscheibe befestigt und, ohne den Objekttisch zu bewegen, mit dieser die Drehungen um 180° durchgeführt; auf diese Weise war man der Mühe des öfteren sorgfältigen Zentrierens ganz enthoben und konnten die Drehungen leicht ausgeführt werden, ohne eine bestimmte Zelle aus dem Gesichtsfeld zu verlieren.

Jeder Schnitt wurde zunächst vertikal aufrecht eingestellt, d. h. so, daß das Sinken der Stärkekörner auf die untere Querwand einer Zelle der Stärkescheide erfolgen mußte. (Nur in wenigen Fällen, besonders bei den ersten Versuchsreihen, mag es durch Verwechselung vorgekommen sein, daß Schnitte auch in vertikal-inverser Lage zunächst aufs Mikroskop gebracht wurden.) In einer Stärkescheidenzelle kam nun das Sinken eines Statolithenkornes zur Beobachtung, nachdem der Schnitt (das Mikroskop) um 180°

gedreht worden war. Um eine größere Anzahl von Fallgeschwindigkeitsmessungen an ein und demselben Schnitte ausführen zu können, wurden die Schnitte nicht nur einmal, sondern wiederholte Male um 180° gedreht, so daß also nach der II. Drehung die Zellen wieder in die aufrecht vertikale, nach der III. Drehung zum zweiten Mal in die invers vertikale Lage kamen und so fort. Wo möglich, beobachteten wir das Sinken der Stärke nicht nur in ein und derselben Zelle, sondern auch an ein und demselben Korn.

Um stets gleiche Wegstrecken vergleichen zu können, kam ein Okularmikrometer zur Verwendung und wurde bei allen Versuchen mittels Stoppuhr die Zeit gemessen, die die Stärkekörner brauchten, um die Entfernung von 10 Teilstrichen des Okularmikrometers — bei der verwendeten Vergrößerung = einem Gesamtweg von 33 μ — zu durchfallen.

Verglichen wurden immer nur die Fallzeiten der Stärkekörner in Schnitten, die demselben Keimling und der gleichen Region entstammten. An jedem Schnitt (i. e. in einer Zelle desselben) konnten, wie erwähnt, eine Reihe von Fallzeitmessungen vorgenommen werden und zwar durch wiederholtes Drehen desselben um 180°. Die Messungsergebnisse werden einerseits in Tabellen wiedergegeben, andererseits aber auch graphisch dargestellt und zwar ist: auf der Abszisse verzeichnet die Zahl der Umdrehungen um 180°, auf der Ordinate die dazugehörige Fallzeit der Stärkekörner (in Sek.), das ist also die Fallzeit, die nach der betreffenden Umdrehung ein Stärkekorn aufwies. Steht demnach z. B. der erste Kurvenpunkt bei 20, so heißt das: ein Stärkekorn braucht nach der I. Umdrehung um 180° 20 Sek. zum Durchfallen der Wegstrecke von 33 μ; steht der zweite Kurvenpunkt bei 15, so bedeutet es demgemäß: nach der II. Umdrehung des Schnittes (der Zelle) braucht dasselbe Korn zum Zurücklegen desselben Weges 15 Sek. u. s. f. Die Beobachtung der Stärkefallzeit wurde gewöhnlich bis nach der VIII.—X. Umdrehung fortgesetzt; in den Tabellen sollen aber die Fallzeiten nur bis nach der VI. Umdrehung mitgeteilt werden; dagegen laufen die Kurven weiter, lassen daher die Fallzeiten den Messungen noch den weiteren Umdrehungen entsprechend entnehmen.

Schon an dieser Stelle sei hervorgehoben, daß eine Plasmarotation nur in den allerseltensten Fällen von uns zur Beobachtung kam, während Heilbronn eine solche sowohl bei *Vicia Faba* als

auch bei *Phaseolus* feststellen konnte. Er sagt hierüber u. a. folgendes (19, S. 364): „Wählt man zur Untersuchung nur Tangentialschnitte, so kann einem die Strömung, falls sie nicht sehr intensiv ist, leicht entgehen, denn sie ist eine Rotationsbewegung, die in der Regel in der Radialrichtung verläuft und zwar so, daß der Strom an der Innenseite aufsteigt und an der Außenwand niederfällt. Entnimmt man die Schnitte einer tiefer gelegenen Stelle des Sprosses, so ist die Wahrscheinlichkeit, Zellen ohne Strömung anzutreffen, größer. Es hat den Anschein, als ob die Regionen der Pflanze, die in Streckung begriffen sind, am häufigsten und intensivsten Plasmaströmung aufwiesen." An unseren Schnitten — es waren sowohl Radial- als auch Tangentialschnitte — konnte, wie gesagt, Plasmaströmung, obwohl darauf besonders geachtet wurde, nur ganz vereinzelt gesehen werden. Ob dies mit den Kulturbedingungen oder damit zusammenhängt, daß die Schnitte einer etwas tieferen Stelle des Keimlings — jedenfalls aber noch der wachsenden Region — entnommen wurden, oder ob die Keimlinge älter waren als die von Heilbronn verwendeten und solche seltener Plasmarotation aufweisen, wurde nicht untersucht. Im übrigen wird später in einem eigenen Abschnitt begründet werden, daß bei unseren Versuchen die Veränderung der Stärkefallzeiten nicht durch verschieden starke Plasmaströmung erklärt werden kann.

Wie erwähnt, hat Heilbronn nicht nur eine Plasmaströmung, sondern auch (von dieser unabhängig) eine Plasmaviskositätsänderung beobachtet, sich aber über die Ursache der letzteren nicht näher ausgesprochen; das Ziel seiner Untersuchungen war vielmehr zunächst absolute Werte für die Plasmazähigkeit zu berechnen. Die von ihm in dieser Hinsicht ermittelten absoluten Werte gelten für Zellen, die ± lange Zeit hindurch in Wasser gelegen sind. Die Möglichkeit besteht natürlich, daß durch das Verweilen der Schnitte in Wasser sich mit der Zeit die Plasmaviskosität der Zellen ändert, was aber für unsere Ergebnisse irrelevant ist, da es sich für uns nur um relative Viskositätswerte handelt und die durch Lageveränderung gereizten und die nicht gereizten Zellen (Schnitte) in gleicher Weise und gleich lang im Wassertropfen zu liegen kamen.

Versuchsreihen[1]).

I. Reizung in horizontaler Stellung. Querkraft (einseitig und allseitig).

Eine eigentlich „geotropische“ Reizung der Zellen war in den Versuchen Heilbronns (18 u. 19) nicht erfolgt, da die Schnitte nicht um 90° in die optimale geotropische Reizlage gedreht wurden, sondern stets um 180° in eine neue, die labiale, geotropische Gleichgewichtslage. Aber auch das Verweilen in dieser neuen Lage — in der, wie wir später sehen werden, eine Schwerkraftwirkung ausgelöst werden kann — war stets nur von relativ kurzer Dauer, nämlich so lange, bis die Statolithenstärke einen bestimmten Weg — 11 μ bei Heilbronn — durchsunken war, „und nach jeder Beobachtung wurde der Objekttisch sofort um 180° gedreht und abermals die Zeit gemessen, die das Korn zum Durchfallen der gleichen Strecke brauchte“ (19, S. 365). Unsere im folgenden zu besprechenden Versuche bezwecken vor allem die Beantwortung der Frage, ob nach längerem Verweilen in einer neuen Lage — zunächst einmal in einer geotropischen Reizlage — eine Veränderung der Plasmaviskosität vor sich geht.

Versuchsreihe I.

Möglichst geraden Lichtkeimlingen wurden je drei Schnitte entnommen, alle drei zum Abklingen der Wundchokwirkung gleich lange Zeit hindurch vertikal gestellt, der eine hierauf einer allseitigen Schwerewirkung durch Rotation an der horizontalen Achse eines Pfefferschen Klinostaten ausgesetzt[2]), der zweite ebensolang durch Horizontallegen einer einseitigen Schwerkraftwirkung, der dritte aber unterdessen in der vertikalen Ruhelage noch weiter belassen. Nach 12—60 Min. währender derartiger Behandlung kamen die Schnitte zur Feststellung der Stärkefallzeiten an das horizontal stehende Mikroskop[3]).

---

1) Der experimentelle Teil ist im Mai 1914 abgeschlossen worden; aus äußeren Gründen (Krankheit) war eine Fortführung desselben bisher nicht möglich und wird auch voraussichtlich in nächster Zeit nicht durchführbar sein. Deshalb haben wir uns trotz mancher Lücken in diesem Teile zur Publikation entschlossen. Eine „Vorläufige Mitteilung“ über die Arbeit ist übrigens bereits 1914 erschienen (38).

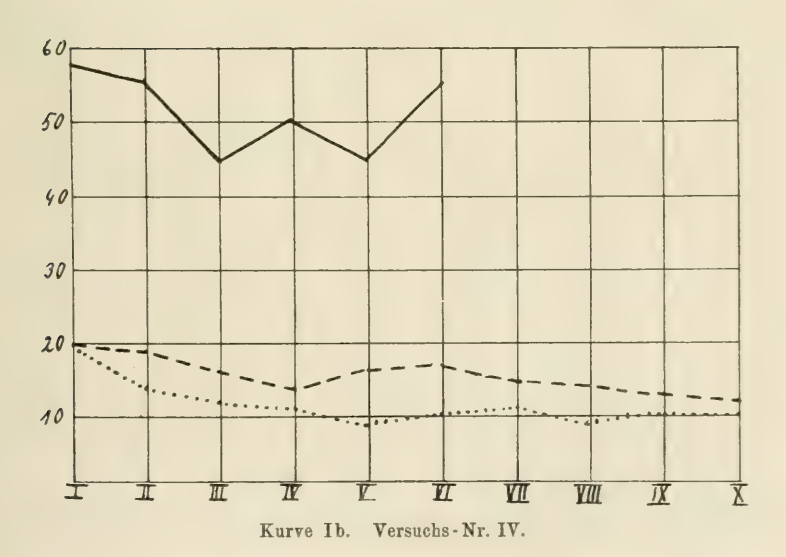
2) Der Objektträger mit dem Schnitt war mittels einer gabelartigen Klemme am Klinostaten befestigt.

3) Näheres hierüber unter „Versuchsmethode“.

Tabelle I.

Versuchs-Nr.	I					II					III					IV					V				
Dauer der Exposition (in Minuten)	25					60					10					10					30				
Zahl der Umdrehungen	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit: bei Rotation am Klinostaten	23	40	28	40	38	58	30	24	22	21	28	26	32	20	31	20	14	12	11	9	16	10	18	15	18
bei horizontaler Lage	50	44	35	45	50	65	52	50	54	40	55	53	51	42	46	20	19	16	14	16	21	20	30	28	30
bei vertikaler Lage	80	90	50	50	55	90	84	44	54	55	30	32	38	40	35	58	56	45	50	45	30	32	27	26	22

Kurve Ia. Versuchs-Nr. I.



Kurve Ib. Versuchs-Nr. IV.

Ergebnis:

1. Die Zellen der drei verschieden vorbehandelten Schnitte (einseitig-, allseitig-, ungereizt) weisen Verschiedenheiten in der Fallgeschwindigkeit ihrer Statolithen auf.
2. Die größte Sinkgeschwindigkeit zeigen im allgemeinen die (am Klinostat gedrehten) allseitig gereizten, eine geringere die (horizontal gestellten) einseitig gereizten, die geringste die (in vertikaler Ruhelage belassenen) nicht gereizten Zellen.
3. Da eine Plasmaströmung nicht beobachtet wurde (und auch — wie später gezeigt werden soll — nicht vorhanden gewesen sein kann), ist die ermittelte Veränderung der Stärkefallzeiten eine Folge einer nach der erwähnten Vorbehandlung eingetretenen Veränderung der Plasmaviskosität.
4. Die Plasmazähigkeit wird auf die genannten Lageveränderungen hin verringert, m. a. W. die Veränderung der Schwerkraftsrichtung hat eine Verringerung der Plasmazähigkeit zur Folge, muß also von der Zelle perzipiert worden sein.
5. Da eine Zunahme der Fallgeschwindigkeit der Stärke bedingt ist durch die Abnahme der Plasmazähigkeit und umgekehrt, ergibt sich also: den geringsten Grad der Plasmaviskosität besitzen die allseitig-, den größten die nichtgereizten Zellen, eine Mittelstellung nehmen die einseitiggereizten Zellen ein.
6. Sowohl bei einseitiger Reizung in horizontaler Stellung als auch bei allseitiger Reizung am Klinostaten wird die Plasmaviskosität im Vergleich zu der nichtgereizter Zellen verringert, also gleichsinnig beeinflußt, und zwar verringert gleichlange diffuse Reizung die Plasmaviskosität im höheren Maße als einseitige Reizung.
7. Da die diffuse Reizung am Klinostaten einen Reizeffekt auslöst, so ist hiermit eine Geoperzeption bei Rotation an der horizontalen Klinostatenachse erwiesen.

Während wir bisher mit Jost (21, S. 588) nur sagen konnten, „der Klinostat verhindert nicht die Reizung, sondern nur die sicht-

bare Reaktion"[1]), ist nunmehr in der Plasmaviskositätsverringerung eine (mit Hilfe des Mikroskopes) feststellbare Reaktion gegeben, die sich als Folge der Reizung an der horizontalen Klinostatenachse einstellt.

Ein Versuchsergebnis bedarf noch einer besonderen Erklärung. Wieso kommt es, daß die diffuse Reizung am Klinostaten einen stärkeren Effekt erzielt, als eine gleichlange einseitige?

Die zugeführte Reizmenge ist ja in beiden Fällen gleich groß. Dazu ist folgendes zu bemerken: das Reizmengengesetz gilt nur für Minimalreize[2]), in unserem Falle für eine Reizung innerhalb der Präsentationszeit. Bei einer Reizung über diese Zeit hinaus nimmt die Erregung in einem langsameren Verhältnis zu, als es dem Reizmengengesetz entspricht. Bei der Reizung am Klinostaten handelt es sich nun — wie M. M. Riß (33, S. 169) sehr richtig bemerkt — um einen intermittierenden Reiz. Ist die Umdrehungsgeschwindigkeit des Klinostaten nicht eine abnorm langsame, werden die einzelnen Flanken des Keimlings (oder die einzelnen Zellen der Schnitte) stets von Minimalimpulsen getroffen, von denen jeder eine dem Reizmengengesetz entsprechende Erregung auslöst, die sich zu einem Gesamteffekt summieren können. Bei einem einer Dauerreizung ausgesetzten Keimling jedoch (oder bei dauernd in gleicher Stellung gereizten Zellen der Schnitte), der also über die Präsentationszeit hinaus gereizt wird, muß die Erregung allmählich immer langsamer ansteigen und bleibt infolgedessen mit zunehmender Reizdauer mehr und mehr zurück.

Ob das verlangsamte Ansteigen der Erregungskurve mit Ermüdungserscheinungen, Akkommodation oder mit dem Eintritt einer sich immer mehr geltend machenden Gegenreaktion[3]) zusammenhängt, ist eine andere Frage, die hier nicht zu diskutieren ist. Jedenfalls sind wir in der Lage, den erhöhten Effekt bei allseitiger Reizung auf Grund empirischer Erfahrungen verständlich zu machen. Unsere Anschauung hat übrigens den Vorteil, einer experimentellen Beweisführung zugänglich zu sein; im Falle ihrer Richtigkeit müßte

1) Vor Fitting (4, S. 285) wurde ja sogar die Möglichkeit einer Geoperzeption am Klinostaten bezweifelt und konnte nur für Grasknoten von Elfving (1884) indirekt erschlossen werden.

2) Fröschel (6, S. 60), auch Jost (21, S. 585) sagt: das Reizmengengesetz hat „zweifellos keine unbegrenzte Gültigkeit".

3) Daß eine „Gegenreaktion" bei dauernder Reizung auch beim Geotropismus tatsächlich auftritt, haben die Versuche von Simon (35) und Tröndle (37) ergeben.

nämlich der Unterschied im Effekt erst bei einer über die Präsentationszeit hinaus andauernden Reizung auftreten. Die experimentelle Prüfung derartiger Detailfragen, die gar keine Schwierigkeiten bieten kann, muß zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Versuchsreihe II.

Wie erwähnt, kamen in Versuchsreihe I die Schnitte in vertikaler Lage auf den Objekttisch des Mikroskopes, d. h. so, daß nach den Drehungen um 180° die Statolithen von Quer- zu Querwand der Zellen fallen mußten. Diesen Versuchsmodus hat ebenso Heilbronn eingehalten, da ja in den in der Richtung der Organlängsachse gestreckten Stärkescheidenzellen das Fallen der Körner leichter von Quer- zu Quer-, als von Längs- zu Längswand zu beobachten ist.

Die Versuche dieser Reihe sollten entscheiden, ob die Fallgeschwindigkeit beim Sinken der Stärke von Längs- zu Längswand in gleicher Weise von einem Schwerkraftsreiz beeinflußt wird wie beim Fallen von Quer- zu Querwand.

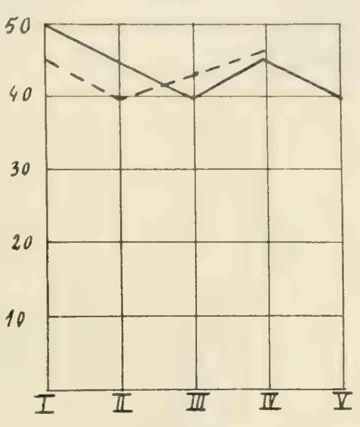
Je zwei Schnitte aus einem Keimling wurden eine bestimmte Zeitlang in horizontaler Lage aufgestellt, also einseitig gereizt; der eine kam dann in vertikaler, der andere in horizontaler Lage zur Beobachtung auf das Mikroskop.

Tabelle II.

Versuchs-Nr.		I					II				
Dauer der Exposition in horizontaler Lage (in Minuten)		—					10				
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	von Längswand zu Längswand	50	45	40	45	40	15	13	15	12	—
	von Querwand zu Querwand	45	40	43	46	—	14	12	12	11	—

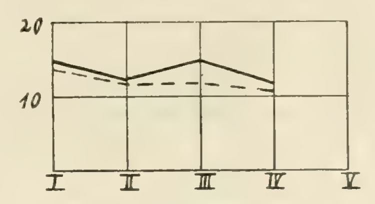
Ergebnis.

1. Die Stärke sinkt ebenso schnell in der Richtung von Quer- zu Querwand, als in der von Längs- zu Längswand. Die Unterschiede überschreiten die individuellen Verschiedenheiten nicht. (Dabei kann es sich natürlich nur um den Vergleich der aus den Einzelmessungen nach den jeweiligen Umdrehungen zusammengenommenen Durchschnittswerte handeln.)



Kurve IIa. Versuchs-Nr. I.

2. Vergleicht man auch die Fallzeiten der Versuchsnummern I u. II einerseits beim Sinken von Längs- zu Längswand, andererseits vonQuer- zu Querwand, so ergibt sich: Eine geotropische Reizung verringert die Fallzeit der Statolithen in gleicher Weise, ob die Stärkekörner nun von Quer- zu Querwand oder von Längs- zu Längswand zum Sinken kommen.



Kurve IIb. Versuchs-Nr. II.

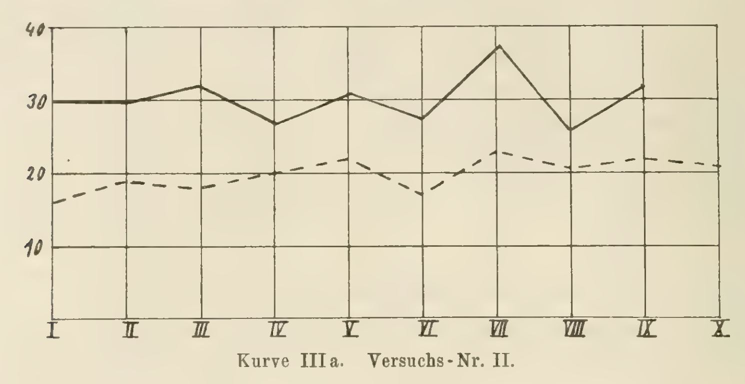
Wir werden später sehen, daß diese Versuchsergebnisse dafür sprechen, daß eine Plasmaströmung an dem Zustandekommen der Unterschiede zwischen den Fallzeiten gereizter und ungereizter Zellen nicht beteiligt ist.

Versuchsreihe III.

Eine geotropische Krümmung kommt zustande durch differentes Längenwachstum gegenüberliegender Seiten; die Schwerkraft löst also an den antagonistischen Flanken verschiedene Effekte aus, wobei es möglich ist, daß diese Effekte bloß quantitativ verschieden

sind oder auch qualitativ; in beiden Fällen kommt ja eine Krümmung zustande. Vgl. Jost (21, S. 577).

Diesem ungleichen Wachstum muß natürlich eine ungleich große Turgordehnung an den beiden Seiten vorausgehen. Ein zeitlich noch früher sich einstellender Schwerkraftseffekt ist in der Verringerung der Plasmaviskosität gegeben.



Kurve IIIa. Versuchs-Nr. II.

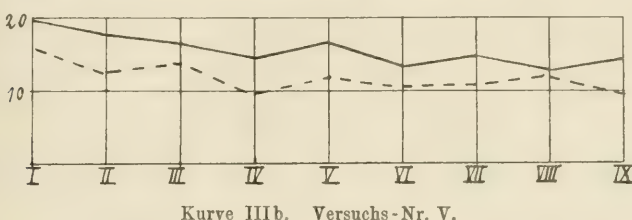
Es war daher von Interesse zu untersuchen, in welcher Weise bei orientierter Einwirkung der Schwerereiz die Plasmazähigkeit der Ober- und Unterseite beeinflußt.

Tabelle III.

Versuchs-Nr.		I						II					
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner in Zellen	der Stengeloberseite	20	23	22	25	28	26	30	30	32	27	31	28
	der Stengelunterseite	16	15	13	16	17	15	16	19	18	20	22	17

Zu den diese Frage entscheidenden Versuchen wurden phototropisch gekrümmte Keimlinge verwendet; dies deshalb, um mit Organen operieren zu können, die ohne mechanische Zwangsmittel längere Zeit hindurch sich in gleicher Schräglage (geotropischer

Reizlage) sich befinden. Phototropisch gekrümmten Keimlingen wurden je zwei Schnitte entnommen, und zwar der eine der Stengeloberseite, der andere der Stengelunterseite. Die zum Ausklingenlassen der Wundchokwirkung nötige Zeit blieben beide Schnitte in der gleichen Stellung, die möglichst ihrer Lage in den gekrümmten Keimlingen entsprach und mit der Horizontalen ungefähr einen Winkel von 45° bildete. Nach dieser Zeit erfolgte in gewöhnlicher Weise (in Vertikallage) die Messung am Mikroskop.



Kurve IIIb. Versuchs-Nr. V.

Ergebnis:

Bei in einer geotropischen Reizlage sich befindenden (phototropisch gekrümmten) Keimlingen ist die Fallgeschwindigkeit der Stärke in den Zellen der Oberseite geringer, als die in denen der Unterseite; bei gerichteter (geotropischer) Reizung[1])

Tabelle III.

III						IV						V					
I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
32	24	28	29	34	30	40	30	32	26	23	22	20	18	17	15	17	14
21	22	24	26	24	27	26	30	28	25	23	25	16	13	14	10	12	11

1) Das Licht hat ja nach Heilbronn (19, S. 364) keinen wesentlichen Einfluß auf die Plasmaviskosität.

ist somit in den Zellen der Stengelunterseite eine geringere Plasmaviskosität vorhanden, als in den Zellen der Stengeloberseite.

Der Versuchsreihe I ist zu entnehmen, daß in geotropischer Reizlage die Plasmaviskosität gegenüber der in der geotropischen Ruhelage herabgesetzt wird, der Reihe III, daß in den Zellen der Unterseite bei geotropischer Reizung die Viskosität eine geringere ist als in denen der Oberseite; hält man beide Tatsachen zusammen, so ergibt sich:

Der geotropische Reiz wirkt auf die beiden Flanken eines gekrümmten Keimlinges in gleichsinniger Weise ein, löst aber an den antagonistischen Seiten einen quantitativ ungleichen Effekt aus.

[Auffallen wird zunächst, daß in der schiefen Lage, die der phototropisch gekrümmte Keimling ja schon lange inne hat, noch immer ein Reizeffekt zu beobachten ist, obwohl wir auch bei dieser Schwerkraftsreizreaktion das Vorkommen einer „Gegenreaktion", „Rückregulation" anzunehmen haben werden. Eine solche wird wohl auch in diesem Falle mitspielen, aber sie scheint eben doch noch nicht so weit gediehen zu sein, daß sie (die Gegenreaktion) den Effekt der Reaktion (Plasmaviskositätsverringerung eines bestimmten Grades) wieder ganz ausgeglichen hätte. Abgeschwächt kann die Gegenreaktion die Wirkung der geotropischen Reizung ja wohl haben, es fehlen uns Versuche, die dies feststellen ließen. Nach kürzerem Verweilen in einer geotropischen Reizlage — bevor in dieser sich eine Rückregulation bemerkbar macht — müßte die quantitative Differenz zwischen der Plasmaviskosität der Ober- und Unterseite dann noch größer sein.]

Aus dem Ergebnis der Versuchsreihe III läßt sich auch noch folgendes ableiten: Die phototropisch gekrümmten Keimlinge perzipieren in ihrer Lage den Schwerkraftreiz und dieser löst auch einen entsprechenden Effekt aus, nämlich die Verringerung der Plasmaviskosität. Es ist also beim Zusammenwirken von Photo- und Geotropismus nicht jede Wirkung des letzteren aufgehoben[1]). Der Effekt des letzteren läßt sich sogar genauestens verfolgen.

Es sei darauf hingewiesen, daß ein prinzipieller Unterschied besteht zwischen den Versuchen der Reihe I und denen der Reihe III.

1) Was mit v. Guttenbergs Versuchsergebnissen wohl übereinstimmt (11).

In ersteren sind nur einzelne Zellgruppen (Schnitte, theoretisch nur einzelne lebende Zellen) in die optimale geotropische Reizlage gebracht worden, von einer Organ- (oder auch nur Organteil-) Unter- und Oberseite kann dabei nicht die Rede sein. Dagegen wurden in Versuchsreihe III die ganzen Organe (Keimlinge) geotropisch gereizt und die Schnitte erst nach der Reizung ausgeführt. Hier können wir Zellen unterscheiden, die der Oberseite des Organes und solche, die dessen Unterseite angehört haben, und hier sehen wir auch die graduell verschiedene Wirkung der Schwerkraft. Es kann also nur die Lage im Organ sein, die es bewirkt, daß eine Zelle einmal in bezug auf die Plasmaviskositätsverringerung einen stärkeren Effekt aufweist, einmal einen schwächeren, je nachdem sie gerade der Stengelober- oder -unterseite angehört. Das gewinnt im Hinblick auf folgende zutreffende Ansicht Fittings (5, S. 262) an Interesse. Nach Fitting kann „nicht der Unterschied im Reizzustand der Zellen auf opponierten Flanken des vielzelligen Organs Anlaß zur tropistischen Krümmung sein. Beruht die Geoperzeption auf einer Druckwirkung . . ., so macht sich diese Druckwirkung in allen sensiblen Zellen des Organquerschnittes in gleicher Weise und in gleicher Stärke geltend, ohne daß die Zellen auf der dem Erdzentrum zugewendeten Seite des horizontal gelegten Organs in einen anderen Reizzustand versetzt wären, als auf der von der Erde abgewendeten Seite.“ Obwohl also die Zellen der Ober- und Unterseite sich im gleichen Reizzustand befinden, so weisen sie trotzdem einen graduell verschiedenen Effekt in der Verringerung der Plasmaviskosität auf, ebenso wie sie schließlich zu ungleichem Wachstum angeregt werden. Wir müssen daraus entnehmen, daß die Plasmaviskositätsabnahme nicht etwa die allererste rein physikalische Wirkung der Schwerkraft ist, sondern ebensogut eine Reizwirkung wie das schließlich zustande kommende ungleichseitige Wachstum.

Wieso, obwohl der Reizzustand in den Zellen der opponierten Flanken gleich ist, der hier studierte Reizeffekt ober- und unterseits graduell verschieden sein kann, bleibt natürlich ebenso unverständlich wie die Ungleichheit desjenigen Reizeffektes, der unmittelbar zum geotropischen Krümmungsvorgang führt.

Versuchsreihe IV.

Die bisher mitgeteilten Versuche wurden mit Stärkescheidenzellen der wachsenden Stengelregion ausgeführt, die reichlich mit Stärke ausgestattet waren. Zur Beurteilung der Statolithentheorie ist die Frage von prinzipiellem Interesse, ob auch in Zellen ohne Statolithen die Plasmaviskosität unter dem Einfluß der Schwere ebensolche Veränderungen erleidet wie in Zellen mit beweglicher Stärke. Dies ist mit Hilfe der Heilbronnschen Methode nicht zu entscheiden, da diese eben durch die Beobachtung der Fallzeit spezifisch schwererer Körperchen die Bestimmung der Plasmaviskosität ermöglicht. Immerhin glauben wir, daß das Ergebnis folgender Versuche für die aufgeworfene Frage nicht völlig wertlos ist.

Nachdem eine bestimmte Region eines Keimlings einmal „ausgewachsen" ist, kann sie keine geotropischen Krümmungen mehr ausführen, die geotropische Reaktionsfähigkeit ist dann also erloschen. In den Stärkescheidenzellen einer solchen ausgewachsenen Region sind noch $\pm$ lange Zeit hindurch Statolithen vorhanden, die jedoch einem allmählichen Auflösungsprozeß unterworfen erscheinen.

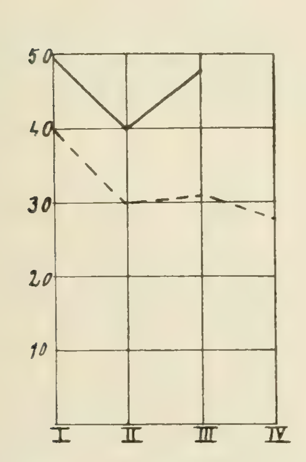
Geht nun in derartigen Zellen, die nur mehr Reste ihrer ursprünglichen Stärkegarnitur besitzen, die Plasmaviskositätsänderung in gleicher Weise vor sich, wie in Zellen der wachsenden, krümmungsfähigen Region mit reichlicher, intakter Stärke?

Die zu den folgenden Versuchen verwendeten Keimlinge hatten ein Alter von ungefähr 30 Tagen und eine Höhe von 30—40 cm. Die Schnitte wurden der Stengelbasis entnommen, die jedenfalls nicht mehr im Wachstum begriffen war. Die in den Stärkescheidenzellen dieser Basalregion enthaltenen Statolithen waren bereits bis auf einen ganz kleinen Rest geschwunden, d. h. es fanden sich bei einigem Suchen in vereinzelten Zellen kleine Anhäufungen von Körnchen, die wahrscheinlich den letzten Stärkerest darstellten. (Ihre chemische Natur wurde übrigens nicht untersucht und ist für die uns interessierende Frage bedeutungslos.)

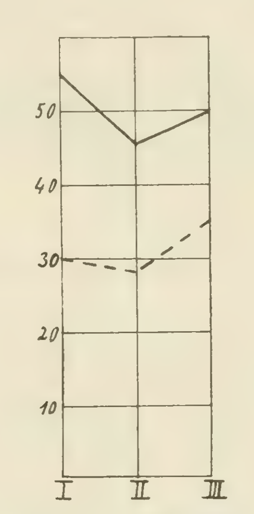
Aus den Keimlingen wurden je zwei Schnitte hergestellt, der eine kam eine Zeit hindurch in die Horizontallage, wurde also gereizt, der andere blieb unterdessen ungereizt in der vertikalen Ruhelage; die Versuche entsprachen also denen der ersten Reihe.

Tabelle IV.

Versuchs-Nr.		I			II			III		
Dauer der Exposition (in Minuten)		5			5			10		
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	I	II	III	I	II	III
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	bei horizontaler Lage	40	30	31	30	28	35	24	20	25
	bei vertikaler Lage	50	40	48	55	46	50	55	35	49



Kurve IVa. Versuch Nr. I.



Kurve IVb. Versuch Nr. II.

Ergebnis.

1. In den in horizontaler Lage gereizten Zellen ist die Fallgeschwindigkeit der Reste der Stärke größer als in den nicht gereizten Zellen, die Plasmaviskosität dort also geringer.

2. Auch in Zellen der „ausgewachsenen“ Region, die nur mehr Reste von Statolithen enthalten, wird durch Schwerkraftswirkung eine Plasmaviskositätsverringerung ausgelöst, sie müssen also ebenfalls den Reiz perzipieren, obwohl sie nicht mehr die normale Statolithenzahl besitzen.
3. Auch in der „ausgewachsenen“ Region (eines *Phaseolus*-Keimlings), die die geotropische Reaktionsfähigkeit natürlich nicht mehr besitzt, erfolgt in geotropischer Reizlage eine Verringerung der Plasmazähigkeit, sie ist demnach zu einer Geoperzeption befähigt.

Ausständig sind noch Versuche, auf Grund deren man feststellen könnte, ob nach gleicher Reizung in Zellen mit intakten Statolithen ein größerer Reizeffekt auftritt, als in solchen mit verringerter Statolithenzahl. Solche Versuche wären leicht durchzuführen, indem man aus ein und demselben Keimling einmal der wachsenden, ein andermal der ausgewachsenen Region Schnitte entnimmt, diese „geotropisch“ reizt und dann vergleicht, in welchen von beiden eine weitergehende Plasmaviskositätsverringerung zu verzeichnen ist. [M. M. Riß kommt zu der Überzeugung, daß die Zahl der Stärkekörner beim Geoperzeptionsvorgang keine Rolle spielt (32, S. 204)].

II. Reizung in vertikaler Stellung. Längskraft.

Nach Graf H. Luxburg (28, S. 449 f.) „ist es kaum angängig, irgend eine Stellung eines Organes als reizlose Lage in bezug auf die Schwerkraft zu bezeichnen . . .“ Es wird demnach auch in der tropistischen Ruhelage der Schwerereiz perzipiert. G. Hering (20, S. 499) stellt sich die Frage, ob die Schwerkraft, die bei Ablenkung aus der Vertikalstellung eine Wachstumsbewegung auslöst, auch in der Ruhelage parallel zur Lotrichtung irgend einen Einfluß auf das Wachstum der Pflanzen ausübt.

Seine Versuche ergaben insbesondere, daß die Überführung geotropischer Organe in die inverse Vertikallage eine Hemmung des Längenwachstums zur Folge hat.

Pfeffer (31, S. 631) äußert sich in dieser Frage folgendermaßen: „Da aber schließlich keine Änderung der Außenbedingungen

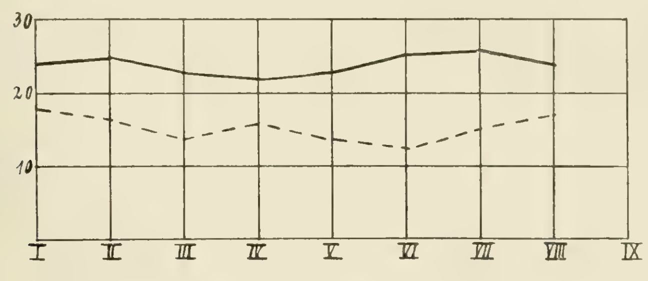
spurlos an dem Organismus vorübergeht, so befindet sich dieser schon deshalb in der tropistischen Gleichgewichtslage in einem modifizierten Reizzustand." Nach Abschluß der eigenen Versuchsreihen erschien die interessante Arbeit von M. M. Riß (32), in der gezeigt wurde, daß die in der Längsrichtung wirkende Schwerkraft, „Längskraft", als „Hemmungsreiz" wirkt.

Unsere Versuche bezwecken zunächst zu prüfen, ob und welchen Einfluß die Schwerkraft in der stabilen und labilen Ruhelage auf die Plasmaviskosität nimmt.

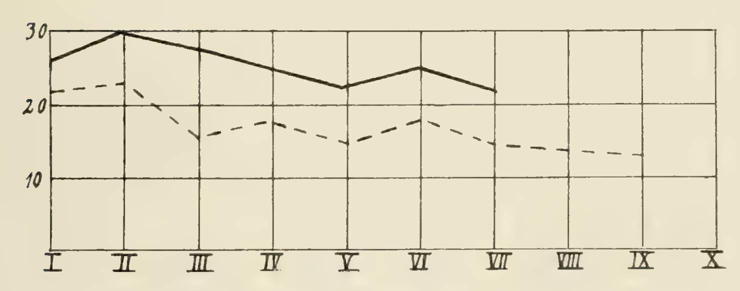
A. In der stabilen Ruhelage.

Versuchsreihe V.

Von Schnitten der Ober- oder Unterseite gekrümmter Lichtkeimlinge wurde der eine eine Zeit hindurch (während 30—60 Min.) aufrecht gestellt, der zweite ebenso lange in der ursprünglichen Stengellage belassen.



Kurve Va. Versuch Nr. IV.



Kurve Vb. Versuch Nr. II.

Tabelle V[1]).

Versuchs-Nr.	I						II						III						IV					
Dauer der Exposition (in Minuten)	30						30						30						60					
Zahl der Umdrehungen	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	IV
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit in der Stengeloberseite bei vertikaler Lage	14	14	20	22	22	20	27	31	30	32	40	28	24	22	24	28	26	28	18	17	14	16	14	13
in der Stengeloberseite bei schiefer Lage	30	30	32	27	31	28	32	24	28	29	34	30	40	30	32	26	23	22	24	25	23	22	23	25
in der Stengelunterseite bei vertikaler Lage	14	13	10	14	12	17	22	23	16	18	15	18	15	12	10	8	9	10						
in der Stengelunterseite bei schiefer Lage	16	19	18	20	22	18	26	30	28	25	23	25	16	13	14	10	12	11						

1) Zum Verständnis der Tabelle sei bemerkt, daß darauf nicht verzeichnet wurde, daß alle Zellen außer der bestimmten Reizung während der „Expositionszeit" noch der länger dauernden vorhergehenden geotropischen Reizung in der durch den Phototropismus des Keimlings bedingten schiefen Lage ausgesetzt waren.

Ergebnis.

1. Werden Zellen aus einer schiefen Lage, in der sie länger verweilt haben, in die stabile geotropische Ruhelage gebracht, so wird die Fallgeschwindigkeit ihrer Statolithen vergrößert, somit die Plasmaviskosität vermindert.
2. Es muß demnach auch in der geotropischen Ruhelage die Schwerkraft perzipiert werden und als Reiz wirken können, die stabile Ruhelage ist also keine „Reizlose Lage“[1]). Auch die in der Längsrichtung des Organes wirkende Schwerkraft „Längskraft“ kann einen Reiz ausüben.

[Ein „geotropischer“ Effekt kann natürlich die von der Längskraft ausgelöste Reaktion nicht sein; vgl. hierzu M. M. Riß (32, S. 203)].

Die Tatsache, daß auch in der „Ruhelage“ die Schwerkraft auf die Plasmaviskosität ebenso wirkt, wie in einer geotropischen Reizlage, ist jedenfalls zunächst überraschend. Wir müssen sie uns daher verständlich zu machen suchen.

Wir nehmen an, daß in einer geotropischen Reizlage das Plasma in ganz bestimmter Weise deformiert wird[2]). Diese Deformation löst einen Reiz aus, der Effekt davon ist eine Plasmaviskositätsverringerung. Der Effekt selbst aber wird (auch bei dauernder Einwirkung des Reizes) durch Gegenwirkung rückgängig gemacht, genau so wie nach Simon und Tröndle[3]), auch der geotropische Effekt „während die Schwerkraft noch wirkt“ autotropisch ausgeglichen wird. Die Plasmaviskosität strebt autonom[4]) dem normalen Grad zu. Die geotropische „Reizlage“ wird in bezug auf den Effekt der Plasmaviskosität von einer geotropischen „Ruhelage“ nicht mehr zu unterscheiden sein, sie wird also selbst gewissermaßen zu einer neuen sekundären Ruhelage. Wird

---

1) Übereinstimmung mit Pfeffers Ansicht und den neuestens von M. M. Riß ermittelten Tatsachen.

2) Auf die Berechtigung dieser Annahme wird in der „Diskussion“ näher eingegangen.

3) Wie oben erwähnt.

4) Wir wählen lieber die Bezeichnung „autonom“ als „autotropisch“, obwohl nach Josts Definition (21, S. 577) auch dieser spezielle Rückregulationsvorgang als „autotropisch“ bezeichnet werden könnte.

nun die Zelle in die Vertikallage zurückgebracht, so wird natürlich rein physikalisch wieder eine bestimmte Deformation des Plasmas durch die Schwerkraft bewirkt; diese neue Deformation wirkt als neuer Reiz, die Plasmazähigkeit wird aufs neue vorübergehend verringert. Die stabile „Ruhelage“ ist zu einer „Reizlage“ geworden. Natürlich tritt auch dann wieder die Rückregulation[1]) des neuen Reizeffektes — insofern die neue Lage lange genug eingenommen wird — ein, die stabile Ruhelage wird nun erst zur Gleichgewichtslage. (Eine ergänzende Annahme möchten wir noch machen: Durch die Gegenreaktion wird der Effekt der Schwerkraftsreizung mit der Zeit ausgeglichen, ob nun diese Reizung in der Vertikalen oder in einer anderen Lage erfolgt ist. Wir möchten nun meinen, daß die Gegenreaktion rascher, leichter und vielleicht auch vollkommener verläuft, wenn es sich um den Ausgleich einer Reaktion handelt, die von der Längskraft ausgelöst wurde, als wenn es sich um den Reizeffekt einer Querkraft handelt. Das Plasma ist eben daran gewöhnt, den Effekt der stets auf sie einwirkenden Längskraft rückzuregulieren. Die Folge davon wäre, daß die aufrechte Vertikallage rascher, leichter und vollkommener zur Ruhelage werden kann, bei länger währendem Verweilen in derselben als irgend eine andere Lage; sie ist die „absolute“ Ruhelage, jede andere kann bloß zu einer „relativen“ Ruhelage werden.)

Wird aber irgend eine Lage (sei es nun eine geotropische Reizlage, sei es die stabile geotropische Ruhelage) nicht so lange ununterbrochen hindurch eingenommen, daß sie zur relativen Ruhelage werden könnte, dann wirkt auch eine Rückkehr in die Ausgangsstellung nicht als Reiz.

In dieser Beziehung herrscht eine vollkommene Analogie mit anderen Reizvorgängen, z. B. dem diffusen Lichtreiz. Der Übergang aus dem Dunkel ins Licht wirkt ebenso als Reiz, wie die Rückkehr ins Dunkle, vorausgesetzt, daß die Pflanze Zeit hatte, sich an die Helligkeit zu akkommodieren; erfolgt die Rückkehr jedoch früher, so löst die Lichtverminderung natürlich keinen Reiz aus; nur so ist ja eine Summierung intermittierender Lichtreize

---

1) Ob dieser Vorgang der „Rückregulation“ (Gegenwirkung) wirklich autonom vor sich geht oder aitionom als Wirkung des gleichen aber nunmehr länger andauernden Reizes, soll hier nicht erörtert werden; in letzterem Falle könnte man sagen, daß bei zunehmender Reizmenge eine Umschaltung der Reizreaktion erfolgt, so daß nunmehr der Viskositätsgrad nicht mehr verringert, sondern erhöht wird.

möglich und ebenso intermittierender Schwerkraftsreize, wie sie bei neueren Versuchen am Klinostaten zur Einwirkung kamen.

Die gewonnene Einsicht können wir in folgender Weise formulieren.

Die Veränderung jeder längere Zeit hindurch eingenommenen[1]) „gewöhnten" Lage wird als Reiz empfunden. Daraus folgt nun wieder:

1. In jeder Lage — also auch in der stabilen geotropischen Ruhelage — kann[2]) die Schwerkraft (perzipiert werden und) eine Verringerung der Plasmaviskosität auslösen.
2. Jede Lage — also auch eine geotropische Reizlage — kann[3]) zu einer sekundären Ruhelage werden. (Das gilt ohne weitere Prüfung natürlich nur für den hier studierten Reizvorgang.)
3. Erfolgt eine bestimmte Zeit hindurch keine Lageveränderung (keine Reizung), so strebt das Plasma autonom einem spezifischen für die betreffende Zelle normalen Visikositätsgrad zu.

Weitere Versuche müßten erst ergeben, wie lange Zeit nötig ist, bis eine bestimmte (neue) Lage zu einer „gewöhnten" wird, so daß also eine neuerliche Lageveränderung wieder als Reiz empfunden wird.

Für die horizontale Lage — also die optimale geotropische Reizlage — haben wir einige diesbezügliche Versuche angestellt. Schnitte aus geraden Lichtkeimlingen wurden 1 Stunde und länger horizontal gestellt; die einen davon nunmehr 12 Minuten lang vertikal aufrecht, die anderen blieben währenddessen noch in der horizontalen Lage.

Das Ergebnis war, daß die Stärkekörner in den Zellen der Schnitte, die nach dem Verweilen in der horizontalen Lage noch eine Zeit (12 Min.) in der Vertikalen blieben, bedeutend schneller sanken, als in den die ganze Zeit hindurch horizontal gestellten. Nach unserer Auffassung muß also das einstündige Verweilen in der optimalen geotropischen Reizlage genügt haben, um diese zu

---

1) Und dadurch zu einer sekundären („relativen") Ruhelage gewordenen.

2) Wenn diese Lage nur „neu" ist und nach einer „gewöhnten" Stellung eingenommen wird.

3) Insofern sie nur lange genug eingenommen (gewöhnt) wird.

einer „gewöhnten“ Lage (sekundären Ruhelage) zu machen, so daß die Rückversetzung in die lotrechte Lage als neuer Reiz empfunden wurde, der eine neuerliche Zähigkeitserniedrigung zur Folge hatte. Nach einstündiger Abwesenheit aus einer gewöhnten Lage wird diese also neuerdings als Reizlage empfunden.

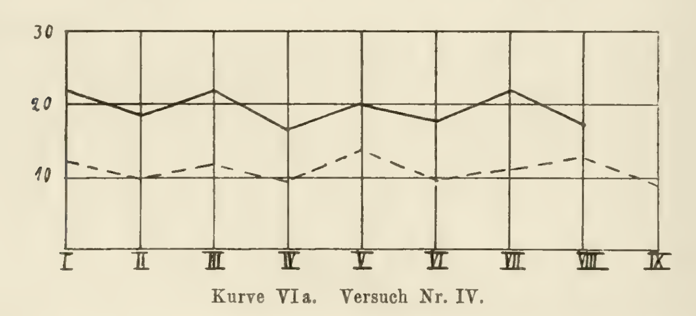
B. In der labilen Ruhelage.

Versuchsreihe VI.

War einmal ein Schwerkraftseffekt in der stabilen geotropischen Ruhelage erwiesen, so konnte von vornherein auch in der labilen ein solcher erwartet werden[1]. Fraglich dagegen war es, ob ein Unterschied zwischen stabiler und labiler Lage perzipiert wird.

Tabelle VI.

Versuchs-Nr.	I						II					
Dauer der Exposition (in Minuten)	10						10					
Zahl der Umdrehungen	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf d. Expositionszeit: bei vertikaler Lage	40	41	48	39	36	34	40	36	32	33	36	35
bei inverser Lage	38	35	25	32	31	30	14	12	10	9	10	8



Kurve VIa. Versuch Nr. IV.

1) In beiden Lagen wirkt ja die Schwerkraft als „Längskraft“ im Sinne M. M. Riß'.

Schnitte aus geraden Dunkelkeimlingen blieben nach ihrer Ausführung eine Zeitlang in ihrer Ruhelage stehen; hierauf kamen die einen um 180° gedreht, also in inverser Vertikallage, zur Aufstellung; so blieben sie z. B. 12 Minuten stehen, die anderen ebenso lange noch weiter in ihrer aufrechten Stellung.

Ergebnis.

1. Bei Inversstellung der Zellen aus der gewohnten aufrechten Vertikallage wird die Plasmazähigkeit erniedrigt.
2. Auch in der labilen geotropischen Gleichgewichtslage wird die Schwerkraft perzipiert.
3. Die Zelle vermag zwischen aufrechter und inverser Lage zu unterscheiden, sie merkt es also, wenn sie „auf den Kopf" und nicht normal aufrecht vertikal steht.

Tabelle VI.

III						IV					
12						12					
I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
20	18	20	20	17	20	22	19	22	17	20	18
15	12	15	14	16	16	12	10	12	10	14	10

Kurve VIb. Versuch Nr. II.

4. Auf die Richtung, in welcher die Schwerkraft zur Längsachse des Organes einwirkt, kommt es also allein nicht an; diese ist ja sowohl in der stabilen als auch in der labilen Lage die gleiche „Längsrichtung".

Obwohl in beiden Lagen die Richtung[1]), Dauer und Intensität der einwirkenden Kraft gleich ist, perzipiert die Zelle doch die Verlagerung aus der aufrechten in die inverse Stellung. Dies ist nur verständlich, wenn in der Zelle eine diesbezügliche Polarität ausgebildet ist.

(Genau so liegen übrigens die Verhältnisse bezüglich der Querkraft, wenn eine Pflanze, die horizontal gelegt ist, eine Drehung um 180° aus dieser ersten Horizontallage heraus perzipiert und ihr Krümmungsbestreben nunmehr nach der anderen Seite hin gerichtet erscheint; auch hier ändert sich nichts an Richtung[1]), Dauer und Intensität der Schwerkraft. Es scheint uns, daß die Schwerkraft, ob sie nun als Quer- oder Längskraft wirkt, außer den sonstigen Reizeffekten stets eine polarisierende Wirkung auszuüben imstande ist.)

Versuchsreihe VII.

Wir sind zu dem Ergebnis gelangt, daß jede Lage zu einer sekundären Ruhelage werden kann und daß jede Veränderung einer gewöhnten Lage als Reiz wirkt; ist dies richtig, so muß folgendes zutreffend sein: Steht eine Zelle längere Zeit hindurch in einem Winkel von 45° zur Horizontalen geneigt, so wird für sie diese Lage zu einer sekundären Ruhelage; gelangt sie nun aber in die Horizontale oder in die Vertikale, so wird in beiden neuen Lagen eine gleich intensive Reizwirkung der Schwerkraft zu erwarten sein.

Diese Versuche wurden in folgender Weise durchgeführt: Aus heliotropisch gekrümmten Keimlingen, die in einem Winkel von 45° geneigt waren, wurden je drei Schnitte angefertigt. Sie blieben zunächst eine Zeitlang in ihrer ursprünglichen schiefen Lage, hierauf kam der eine in die horizontale, der andere in die vertikale Lage, währenddem der dritte noch schief stehen blieb.

---

1) Im Raume und zur Organachse.

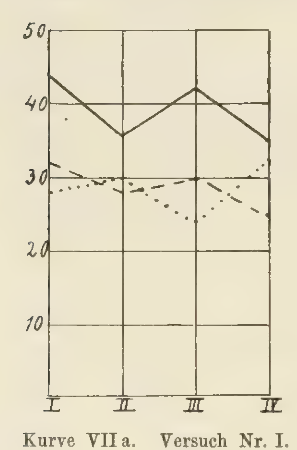
Tabelle VII.

Versuchs-Nr.		I				II				III				IV			
Dauer der Exposition (in Minuten)		10				10				10				10			
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	bei horizontaler Lage	28	30	24	32	28	22	24	21	23	28	30	20	28	26	28	25
	bei vertikaler Lage	32	28	30	25	30	26	24	28	30	22	31	23	24	28	25	22
	bei schiefer Lage	44	36	42	35	38	35	40	38	42	34	41	43	41	42	40	43

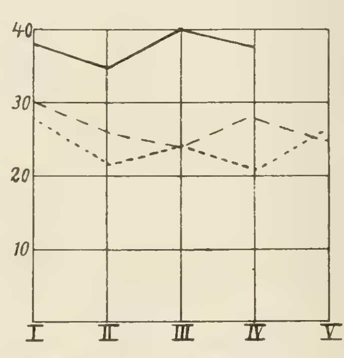
Ergebnis.

1. Die in eine der beiden „neuen“ Lagen gebrachten Zellen weisen gegenüber den in der alten (schiefen) Lage belassenen eine Verringerung der Plasmaviskosität auf und zwar ist die Zähigkeitsabnahme ungefähr gleich groß bei denen, die in die geotropische Reizlage, und denen, die in die geotropische Ruhelage gebracht wurden.
2. Die Schwerkraft muß also beim Übergang aus der 45°-Lage[1]) in die Vertikale den gleichen Effekt auslösen, wie beim Übergang in die Horizontale.

Das Ergebnis entspricht also unserer Erwartung.



Kurve VII a. Versuch Nr. I.



Kurve VII b. Versuch Nr. II.

III. Schüttelversuche.

In seiner Abhandlung „Zur Statolithentheorie des Geotropismus“ (15) berichtet Haberlandt über Geoperzeption bei stoßweiser Reizung (Schütteln). Zunächst wurden Organe in der Vertikalebene, während sie sich in der Horizontallage befanden, geschüttelt. Das Ergebnis war, daß geotropisch orthotrope Organe in der Horizontallage sich rascher krümmen, wenn sie während der Induktion gestoßen werden, als wenn sie ruhig bleiben[2]). In einer weiteren Arbeit (16) ließ Haberlandt Pflanzen auch in

1) Die zur sekundären Ruhelage geworden war.

2) Bekanntlich hat auch Darwin ähnliche Schüttelversuche mit gleichem Erfolge angestellt (3).

vertikaler Lage schütteln; sie weisen dabei keine Abkürzung der geotropischen Reaktionszeit auf.

Uns interessierte zunächst die Frage: Hat das Schütteln überhaupt einen Einfluß auf die Plasmaviskosität und kommt ein solcher auch bei vertikalem Schütteln zur Geltung?

Zu den Schüttelversuchen konnten wir den von Gasser konstruierten Originalapparat Haberlandts benützen[1]). Der Objektträger mit dem Schnitt war an einer Klemmvorrichtung befestigt und diese konnte wieder am Schüttelapparat angeschraubt werden.

Die Zahl der Stöße war bei allen Versuchen gleich und zwar betrug sie 3,8 in der Sekunde.

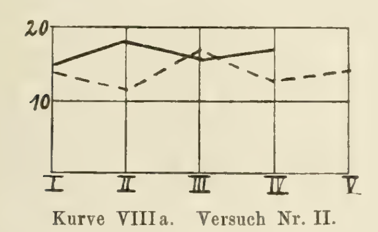
Ausdrücklich sei erwähnt, daß ein direkter Vergleich unserer und Haberlandts Schüttelversuche im einzelnen weder angestrebt noch möglich ist, dies besonders wegen der Verschiedenheit in den Versuchspflanzen, in der Stoßzahl in der Sekunde, der Hubhöhe und Schütteldauer.

A. Schütteln in vertikaler Lage.

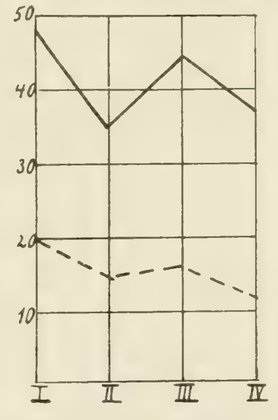
Versuchsreihe VIII.

Je zwei Schnitte aus geraden Dunkelkeimlingen wurden nach Ausklingen der Wundchokwirkung in folgender Weise behandelt: der eine in vertikaler Lage geschüttelt, der andere unterdessen in der Lotrechten ruhig stehen gelassen.

Die Hubhöhe betrug hier 1,5 mm.



Kurve VIIIa. Versuch Nr. II.



Kurve VIIIb. Versuch Nr. IV.

1) Siehe die Beschreibung bei Haberlandt (15, S. 490) und (16, S. 346).

Tabelle VIII.

Versuchs-Nr.	I				II				III			
Dauer der Exposition (in Sekunden)	3				5				10			
Zahl der Umdrehungen	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf d. Expositionszeit: bei vertikalem Schütteln	30	31	34		14	12	17	13	12	10	11	12
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf d. Expositionszeit: bei vertikaler Lage	30	32	38		15	18	16	17	30	26	34	22

Ergebnis.

1. Bei einer Schüttelzeit von nur 3 Sekunden (oder kürzer) ist kein Unterschied in der Stärkefallgeschwindigkeit geschüttelter und nicht geschüttelter Zellen bemerkbar[1]).
2. Bei länger als 3 Sekunden, aber kürzer als 60 Sekunden andauerndem Schüttelreiz nimmt die Fallgeschwindigkeit der Stärke (im Sinne länger andauernden Schüttelns) stetig zu.
3. Wird länger als 60 Sekunden hindurch ununterbrochen vertikal geschüttelt, dann nimmt die Fallgeschwindigkeit der Stärke wieder ab.
4. Es tritt also wie bei anderen Reizvorgängen bei allzu starker Intensität des Reizes eine Umschaltung der Reaktionsrichtung (Umstimmung) ein.
5. Jedenfalls wirkt auch das Schütteln in der Vertikalen als Reiz, der — eine bestimmte Intensität und Einwirkungsdauer vorausgesetzt — ebenso wie die Schwerkraft eine Verringerung der Plasmaviskosität auslöst.

1) Haberlandt (15, S. 498) gibt überhaupt an, daß durch das Schütteln „die Wanderzeit der Stärkekörner keine nennenswerte Abkürzung erfährt“.

Tabelle VIII.

IV				V				VI				VII			
15				30				60				120			
I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
20	15	16	12	28	24	28	23	14	16	20	22	30	28	32	
48	35	44	37	40	32	38	30	30	22	26	23	40	34	36	40

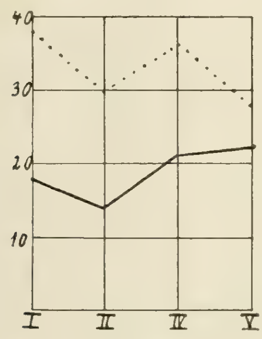
Eine eingehendere Deutung dieser und der folgenden Ergebnisse unserer Schüttelversuche scheint uns erst im Rahmen der allgemeinen Diskussion möglich.

B. Schütteln in horizontaler Lage.

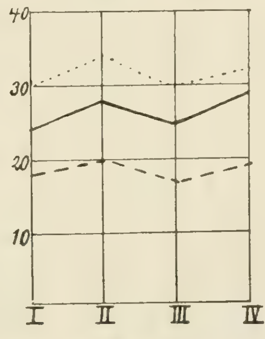
Versuchsreihe IX.

Hubhöhe 1,5 mm.

Die Versuche wurden ganz analog den vorigen durchgeführt, nur eben hier die Schnitte horizontal geschüttelt, die Vergleichsschnitte horizontal gestellt. Zum Vergleich wurden außerdem auch Schnitte herangezogen, die sich — während der Schüttelzeit der ersteren — nicht in horizontaler, sondern in vertikaler Lage befanden.



Kurve IXa. Versuch Nr. III.



Kurve IXb. Versuch Nr. VI.

Tabelle IX.

Versuchs-Nr.		I				II				III				IV				V				VI				VII			
Dauer der Exposition (in Sekunden)		5				25				30				60				90				120				180			
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	bei horizontalem Schütteln	50	48	40	44	40	50	32	36	38	30	36	34	60	75	60	58	30	30	35	—	30	34	30	32	35	34	40	—
	bei vertikaler Lage	44	46	30	—	24	26	38	32	18	14	16	17	38	30	34	28					24	28	25	29	35	28	30	27
	bei horizontaler Lage																	32	30	30	—	18	20	17	19	25	23	24	24

Ergebnis.

Die Stärke der geschüttelten Zellen sank am langsamsten, die Viskosität war also bei diesen am höchsten; sie mußte im Vergleich zu der horizontal liegender (geotropisch gereizter) und der vertikal stehender (nicht gereizter) Zellen zugenommen haben.

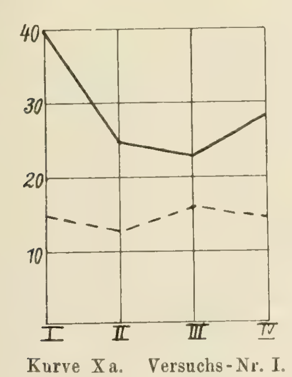
Es lag nahe, für diese Steigerung der Plasmaviskosität die vorhin erwähnte Umstimmungserscheinung bei hoher Reizintensität verantwortlich zu machen[1]).

Zur Prüfung dieser Annahme wurde zunächst bei den folgenden Versuchen die Hubhöhe auf 0,5 mm reduziert.

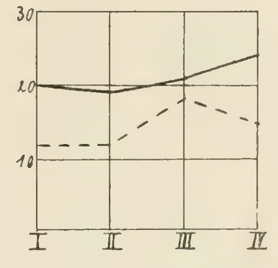
Versuchsreihe X.

Hubhöhe 0,5 mm.

Bei der Richtigkeit obiger Annahme — die sich nunmehr erwies — mußte, um wenigstens eine beiläufige Vorstellung davon zu bekommen, innerhalb welcher Grenzen das horizontale Schütteln die Plasmaviskosität verringert, die Schüttelzeit bedeutend variiert werden. Im übrigen gleichen diese Versuche den vorigen, nur daß, wie gesagt, die Hubhöhe auf 0,5 mm reduziert ist.



Kurve Xa. Versuchs-Nr. I.



Kurve Xb. Versuchs-Nr. III.

1) Auch Haberlandt hat bei allzu kräftigem Schütteln keine Abkürzung der geotropischen Reaktionszeit beobachten können und schreibt dies einer Überreizung oder Art Chokwirkung zu; er macht es auch wahrscheinlich (14), daß eine ebensolche Chokwirkung bei den Versuchsbedingungen Bachs (1) auftreten mußte.

Tabelle X.

Versuchs-Nr.		I				II			
Dauer der Exposition (in Sekunden)		5				5			
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	I	II	III	IV
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	bei horizontalem Schütteln	15	13	16	15	22	18	23	20
	bei horizontaler Lage	40	25	23	28	30	32	26	25

Ergebnis.

1. Bei kleiner Hubhöhe und kurzer Schüttelzeit bewirkt horizontales Schütteln eine Verringerung der Plasmaviskosität.
2. Wird der Schüttelreiz intensiver (größere Hubhöhe, längere Schüttelzeit), so tritt eine Umschaltung der Reaktionsrichtung ein, die Plasmaviskosität wird gesteigert.
3. Diese Umschaltung tritt bei Schütteln in der horizontalen Lage früher ein (= bei geringerer zugeführter Reizmenge) als bei vertikalem Schütteln.

Ein tieferes Eindringen in das hier zweifellos vorliegende Problem der Umschaltung[1]) können erst weitere Versuche ermöglichen; insbesondere müßte auch die Stoßzahl in der Sekunde variiert werden; dies muß aber einer künftigen Arbeit vorbehalten bleiben.

1) Fitting (5, S. 276) gebraucht den Begriff „Umschaltung" für Fälle von Stimmungswechsel, die durch äußere Einflüsse veranlaßt werden oder autogen sich einstellen.

Tabelle X.

III				IV				V			
10				30				60			
I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
12	12	18	15	20	14	16	—	30	32	28	26
20	19	21	24	30	25	25	—	38	28	32	—

Hat in unseren Versuchen eine Plasmaströmung die Sinkgeschwindigkeit der Stärke beeinflußt oder nicht?

Bevor wir uns der allgemeinen Diskussion der Versuchsergebnisse zuwenden, müssen wir folgende — zur Beurteilung der Ergebnisse prinzipiell wichtige — Frage entscheiden: Ist es nicht doch möglich, daß eine Plasmaströmung — obwohl keine solche gesehen werden konnte — sowie bei Heilbronn auch bei unseren Versuchen auf die Fallgeschwindigkeit der Statolithen einen Einfluß genommen hat?

Bei sonst gleichen Verhältnissen[1]) können Verschiedenheiten in der Sinkgeschwindigkeit der Stärke bedingt sein:

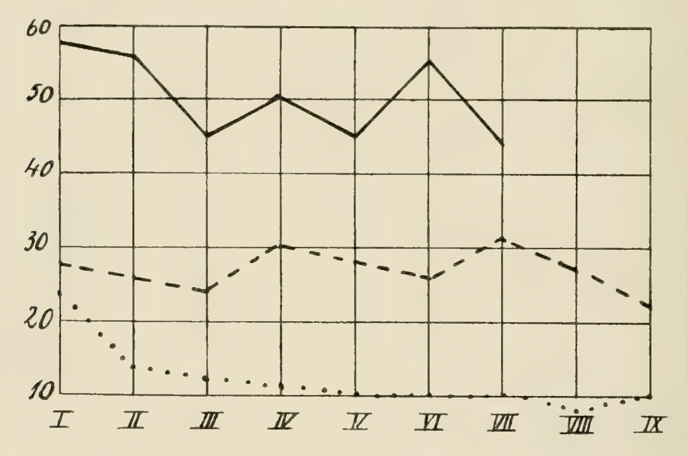
1. durch Differenzen in der Plasmazähigkeit,
2. durch solche der Intensität einer Plasmaströmung,
3. durch kombinierten Einfluß dieser beiden wirksamen Faktoren.

1) Insbesondere spielt die Temperatur bei Veränderungen der Plasmaviskosität eine große Rolle, wie aus einer Reihe von Versuchen hervorgeht, die wir mit Hilfe eines heizbaren Objekttisches ausgeführt haben; diese Versuche sind noch nicht abgeschlossen.

Die Möglichkeit besteht jedenfalls von vornherein, daß die Unterschiede der Stärkefallzeiten in gereizten und ungereizten Zellen nicht, wie wir stets annahmen[1]), durch Veränderung im Zähigkeitsgrade des Plasmas verursacht seien, sondern durch Abänderung der Geschwindigkeit einer Plasmaströmung.

Daß letztere Möglichkeit jedoch für unsere Versuche nicht zutrifft, soll durch folgende Überlegungen gezeigt werden:

I. In einer durch Lageveränderung gereizten Zelle sinken die Statolithen rascher als in einer ungereizten; ist nun eine beschleunigte Plasmaströmung daran schuld, so müssen die Differenzen der Sinkgeschwindigkeiten nach jeder Drehung um 180° (bei Messung „mit" und „gegen" den Strom) in einer gereizten Zelle viel größer sein als in einer ungereizten; es müßten die Sinkgeschwindigkeitskurven gereizter und ungereizter Zellen ganz verschiedenen Verlauf nehmen, die gereizter Zellen relativ stark auf- und absteigend sein, die nicht gereizter mehr flach verlaufend. Dies ist aber nicht der Fall. Als Beispiel seien Kurven aus der ersten Versuchsreihe hierher gestellt[2]).



In dieser Tabelle sind die Differenzen der Fallzeiten zwischen den gereizten und ungereizten Zellen ziemlich groß, aber gerade die Kurve verläuft am flachsten, die die Fallzeiten der allseitig

1) Zu dieser Annahme wurden wir vor allem a priori dadurch bestimmt, daß ja — von ganz vereinzelten Ausnahmefällen abgesehen — keine Plasmaströmung zu sehen war.

2) Wie dort gibt die kontinuierliche (————) Linie die Stärkefallzeiten nicht gereizter Zellen an, die gestrichelte (- - - - - -) diejenigen einseitig und die punktierte (••••••) die allseitig gereizter Zellen.

gereizten Zellen darstellt. In diesen Zellen müßten aber die Unterschiede der Fallzeiten mit und gegen den Strom am stärksten ausgeprägt sein; diese Kurve müßte am stärksten auf- und absteigen, wenn eine durch die Reizung beschleunigte Plasmaströmung die Fallzeit beeinflußte.

Die Verschiedenheiten der Fallzeiten der Stärkekörner gereizter und ungereizter Zellen können demnach nur durch Änderungen der Plasmaviskosität bedingt sein.

II. Nach Heilbronn verläuft die von ihm beobachtete Rotation „in der Regel“ in der Radialrichtung, „und zwar so, daß der Strom an der Innenseite aufsteigt und an der Außenwand niederfällt“. Lassen wir — wie es Heilbronn stets getan hat — die Statolithen von Quer- zu Querwand der Zelle fallen, dann steht natürlich die Sinkgeschwindigkeit der Stärke direkt unter dem Einfluß der Strömung[1]), indem die Körner entweder „mit“ oder „gegen“ den Strom fallen. Lassen wir aber die Stärke einmal von Längs- zu Längswand sinken, so fällt sie nun senkrecht zur Strömungsrichtung[2]), kann daher höchstens abgelenkt, niemals aber in gleicher Weise in ihrer Geschwindigkeit beeinflußt werden, wie beim Sinken von Quer- zu Querwand (in der Richtung des Stromes).

Wir haben aber in unserer Versuchsreihe II gesehen, daß in der Sinkgeschwindigkeit der Statolithen gereizter und ungereizter Zellen derselbe Unterschied besteht, ob man nun die Stärke von Quer- zu Querwand oder von Längs- zu Längswand fallen läßt.

Auch hiernach kommen wir zu dem gleichen Schluß (wie bei I) und erachten es daher als bewiesen, daß

> die Differenzen in der Stärkefallgeschwindigkeit zwischen gereizten und nicht gereizten Zellen nur durch die (infolge der Schwerwirkung eingetretenen) Plasmaviskositätsänderungen erklärt werden können.

Eine andere Frage ist es, ob nicht die absolute Sinkgeschwindigkeit sowohl in gereizten als auch in ungereizten Zellen durch eine vom Schwerkraftsreiz unabhängige, in den Zellen von vornherein vorhandene, geringfügige Strömung in gleichsinniger und

---

1) Wenn eine solche vorhanden ist.

2) Wollte man nicht behaupten, es könnte sich in wenigen Minuten auch die Richtung der Strömung ändern, diese also nunmehr nicht in Radial-, sondern in Tangentialrichtung verlaufen.

quantitativ gleicher Weise beeinflußt wird. (Es wäre in diesem Fall die Möglichkeit 3 „kombinierter Einfluß beider Faktoren" realisiert.) Folgende Überlegung wird uns darüber Klarheit geben.

Betrachtet man den Verlauf der Fallzeitskurven, die die Sinkgeschwindigkeiten der Körner nach dem jedesmaligen Umdrehen der Schnitte um 180° darstellen, so fällt auf, daß sie immer auf- und absteigen, niemals aber für längere Zeit auch nur annähernd in gerader Linie verlaufen. Worauf ist dieser merkwürdige Kurvenverlauf zurückzuführen? Nach Heilbronns Versuchen läge es nahe, den Wechsel zwischen einer längeren und einer kürzeren Fallzeit — der eben in dem beschriebenen Kurvenverlauf zum Ausdruck kommt — auf die Wirkung einer Plasmaströmung zurückzuführen; die längere Fallzeit würde natürlich dem Sinken gegen den Strom entsprechen, die kürzere dem mit dem Strome.

Gegen diese Erklärungsweise spricht folgendes:

1. Da die Auswahl der beobachteten Stärkekörnchen dem Zufall überlassen blieb und das Fallen der Statolithen bald an der vorderen, bald an der rückwärtigen Radialwand, bald aber auch zunächst an einer der beiden Tangentialwände beobachtet wurde, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß sie bei der I. Messung, also bei inverser Lage der Schnitte, in der Richtung des postulierten Plasmastromes fallen, ebenso groß wie der entgegengesetzte Fall, daß sie gegen den Strom sinken. Würde nun die kürzere Fallzeit einem Sinken mit dem Strome entsprechen, die längere einem solchen gegen den Strom, so wäre es auch dem Zufall überlassen, ob bei der I. Messung (und jeder weiteren in der Inverslage) die Fallzeit länger oder kürzer ist als bei der II. (und jeder weiteren in der Vertikallage). Tatsächlich aber ist in allen Fällen[1]) die Fallzeit in der inversen Lage (bei der I. Messung) länger als bei der aufrechten (bei der II. Messung). Diese Tatsache läßt sich als Wirkung einer Plasmaströmung nicht verstehen.

2. Die einzelnen Umdrehungen um 180° sind nicht immer in ganz gleichen Zeitzwischenräumen durchgeführt worden; dabei ergibt sich ein unregelmäßiges Auf- und Absteigen der Fallzeitkurve; werden aber — wie wir weiter unten sehen werden — diese Umdrehungen in gleichen Intervallen durchgeführt, dann schwankt die Fallzeitkurve völlig gleichmäßig auf und ab.

---

1) Wo besonders darauf geachtet wurde, daß der Schnitt in aufrechter Lage ans Mikroskop kam und die erste Messung daher in der Inverslage erfolgte.

Dieser Unterschied im Kurvenverlauf ist nicht zu erklären bei der Annahme, daß in unseren Versuchen die Plasmaströmung einen Einfluß auf die Sinkgeschwindigkeit nimmt. Denn — nehmen wir den wahrscheinlicheren Fall, daß in der kurzen Zeit zwischen zwei Umdrehungen[1]) keine Änderung in der Strömungsintensität zu verzeichnen ist, — so kann es im Kurvenverlauf nicht zum Ausdruck kommen, ob die Umdrehungen um 180° in völlig gleichen oder etwas ungleichen Zeitintervallen erfolgen. Tatsächlich aber verlaufen die Kurven in diesen beiden Fällen verschieden (einmal gleichmäßig, einmal ungleichmäßig auf- und absteigend). Nehmen wir aber den unwahrscheinlicheren Fall, daß in der kurzen Zeit zwischen zwei Umdrehungen die Strömungsintensität merklich zunimmt[2]), dann muß sie natürlich innerhalb des Zeitraumes eines ganzen Einzelversuches (der sich ja aus einer Anzahl Umdrehungen und den dazwischen liegenden Intervallen zusammensetzt und im Maximum etwa 10 Minuten betrug) weiter sich steigern, was wieder einen anderen als den tatsächlichen Kurvenverlauf zur Folge haben müßte.

Eine derartige Kurve müßte theoretisch konstruiert folgendes Bild ergeben:

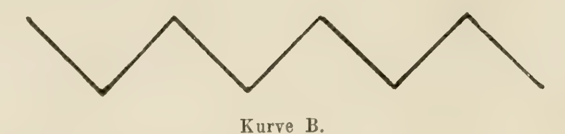


Kurve A.

1) Die Umdrehungen erfolgten in 1 – 4 Minuten-Intervallen.

2) So wie es Heilbronn für seine Versuche angibt; bei ihm sind die Zeitintervalle zwischen zwei Umdrehungen aber bedeutend länger.

Der Verlauf der tatsächlich ermittelten Kurven ist (schematisiert) aber folgender:



Kurve B.

Der Kurvenverlauf ist also vom vorigen grundverschieden. Bei Heilbronns Versuchen wird die Fallzeit der Stärke tatsächlich von einer Plasmaströmung beeinflußt und diese nimmt auch während der Versuchsdauer zunächst stetig an Intensität zu. Heilbronns Fallzeitdaten, in einer analogen Kurve dargestellt, müßten demnach ein dem obigen (Kurve A), theoretisch konstruierten entsprechendes Kurvenbild ergeben. Dies ist – wovon man sich leicht überzeugen kann — tatsächlich der Fall, was wiederum für die Richtigkeit unserer Argumentation spricht.

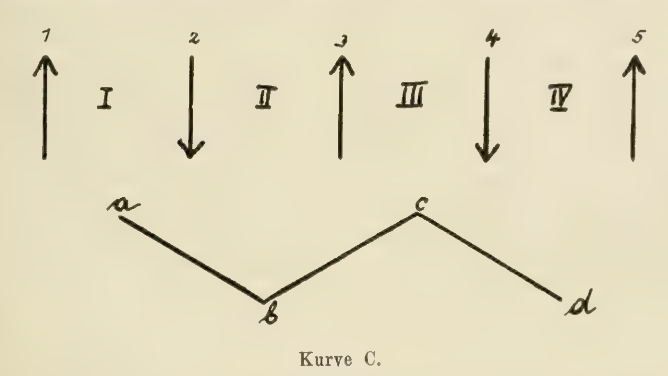
In Beantwortung der eingangs gestellten Frage können wir demnach zusammenfassend sagen:

1. In unseren Versuchen hat überhaupt keine Plasmaströmung die Sinkgeschwindigkeit der Stärke beeinflußt.
2. Demnach kann der Unterschied zwischen der Sinkgeschwindigkeit der Statolithen gereizter und nicht gereizter Zellen in unserem Falle einzig und allein als Wirkung einer Plasmaviskositätsänderung aufgefaßt werden.

Wir sind zu der Überzeugung gekommen, daß der (meist unregelmäßig) auf- und absteigende Verlauf der Fallzeitkurven nicht als Wirkung einer Plasmaströmung gedeutet werden kann, es muß daher eine andere Erklärung dafür geben; diese soll im folgenden mitgeteilt werden. Ein Schema wird die etwas unübersichtlichen Verhältnisse verständlich machen, die dabei zur Sprache kommen müssen.

Dabei bedeutet ↑ aufrechte, ↓ inverse Lage einer Stärkescheidezelle. Die römischen Ziffern zwischen den (mit arabischen Ziffern bezeichneten) aufeinander folgenden Lagen geben die Reihenfolge der vollzogenen Umdrehungen an. Die Kurvenpunkte *a—d* entsprechen den Fallzeiten, die nach den betreffenden (darüber verzeichneten) Umdrehungen ermittelt wurden.

Den Ausgangspunkt der Beobachtung liefert ein Schnitt, der aus der stabilen Ruhelage unmittelbar ohne vorausgehende Reizung ans Mikroskop gebracht wird. Die Sinkgeschwindigkeit wird nach der ersten Drehung also in Lage 2 bestimmt. Die Fallgeschwindigkeit a ist somit der Ausdruck für den Viskositätsgrad in der Ausgangslage, während die nach Drehung II in der aufrechten Lage 3 ermittelte Fallzeit c der Viskosität in der Inverslage 2 entspricht usw. Wir beobachten nun: Viskosität $b < a$, $d < c$. Mit anderen Worten: Jede Inverslage bedingt eine Abnahme der Viskosität, während in jeder Normallage die Viskosität der Ausgangssituation annähernd wieder hergestellt wird. Es muß somit die Überführung und das kurze[1]) Verweilen in der Inverslage eine Reizung bedingt haben. Der Reaktionserfolg, die Viskositätsabnahme, geht in der Normallage immer wieder autonom zurück. Die Rückkehr in die stabile



Kurve C.

Ruhelage wirkt hier also nicht als Reiz. Diese Tatsache steht durchaus nicht im Gegensatz zu dem an früherer Stelle mitgeteilten Befund, daß jede Lage, auch die inverse, zu einer relativen Ruhelage werden kann und somit jede Lageveränderung als Reiz perzipiert wird. Der kurzfristige Aufenthalt in der Inversstellung hat diese eben noch nicht zu einer relativen Ruhelage gemacht, wozu jedenfalls eine längere „Gewöhnungs“zeit erforderlich ist. [Etwas anders liegen allerdings die Verhältnisse, wenn die Ausgangssituation nicht die stabile Ruhelage, sondern eine andere gewöhnte Lage, z. B. die horizontale, ist. In diesem Falle muß natürlich auch die aufrecht vertikale Lage am Mikroskop (Lage 1, 3, 5 usw.) als Reiz perzipiert werden. Wir haben nun schon früher darauf hingewiesen,

1) Im Mittel 2 Minuten lange.

daß wir die stabile geotropische Ruhelage für die „absolute" Ruhelage halten, in der die Gegenreaktion rascher vor sich geht. Bei kurzer Reizung in dieser Lage[1]) wird daher der Effekt stets wieder fast völlig rückreguliert werden, und so kommt es, daß auch in diesem Falle der Viskositätsgrad nach der aufrechten Lage (↑) stets höher ist als nach der inversen (↓).]

Als allgemeine Folgerung obiger Betrachtungen können wir sagen:

1. Auch kurzfristige Reize (Reizzeit 2 Minuten) lösen einen Effekt aus (verringern die Plasmaviskosität).
2. Nur die Veränderung einer **„gewöhnten"**[2]) Lage wirkt als Reiz.
3. Eine Summierung der Einzelreize findet nicht statt, wenn die Zeit zwischen den Einzelreizen gleich lang ist der Einzelreizdauer und letztere nicht länger als einige Minuten währt.

Wir haben somit das Auf- und Absteigen der Fallzeitkurve als Wirkung kurzfristiger, intermittierender Reize erklärt; verständlich müssen wir uns machen, warum diese Kurve meist nicht regelmäßig, sondern unregelmäßig auf- und absteigt. Das könnte seinen Grund darin haben, daß bei den Versuchen zwischen den Umdrehungen um 180° nicht immer völlig gleiche Zeitintervalle verstrichen sind. Einmal erfolgten sie in ½ Minuten-, ein anderes Mal in 2 Minuten- oder 3 Minuten-Abstande. Ein Einzelreiz, der 3 Minuten lang einwirkt, wird aber einen stärkeren Effekt erzielen, als ein solcher von der Dauer einer halben Minute; nach ersterem muß die Viskosität stärker verringert werden, die Kurve wird stärker fallende Tendenz aufweisen. Würden wir aber die Umdrehungen in gleichen Zeitintervallen ausführen[3]), so müßte nach unserer Annahme die Fallzeitenkurve gleichmäßig[4]) auf- und absteigen. Derartige Versuche wurden ausgeführt und das Ergebnis stimmt mit unserer Vermutung überein, was jedenfalls für die Richtigkeit der ganzen Deutung spricht.

---

1) Wie eine solche in der Dauer von durchschnittlich 2 Minuten in den Lagen 1, 3, 5 usw. am Mikroskop erfolgt.

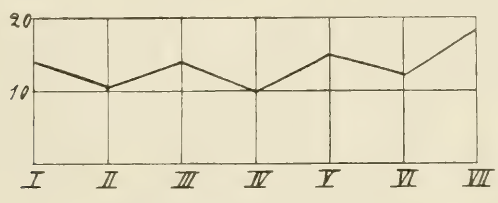
2) D. h. einer zu einer relativen Ruhelage gewordenen Lage.

3) Auch obigem Schema (Kurve C) haben wir diesen Fall zugrunde gelegt.

4) Eine vollständige Gleichmäßigkeit wird natürlich in Wirklichkeit nur selten realisiert sein.

Wir stellen die Tabelle dieser Versuchsreihe hierher.

Zahl der Umdrehungen		Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit								
Versuchs-Nr.	Dauer der horizontalen Lage (in Minuten)	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
I		18	16	18	16	16	15			
II	12	14	11	14	10	15	12	18		
III	3	30	26	34	28	29	23	25		
IV	8	20	18	20						
V	15	20	14	22	16	22	20	24	17	18
VI	15	21	20	25	20	22	16	26	19	22



Kurve D. Versuch Nr. II.

Es dürfte von Interesse sein, nach den hier gewonnenen Gesichtspunkten die diesbezüglichen Versuchsergebnisse Heilbronns sich verständlich zu machen. In seiner „Tabelle 5“ (19) registriert Heilbronn einen Fall, wo auch ohne „sichtliche“ Plasmaströmung die Fallzeiten innerhalb 3 h sich stark ändern. „Die Beschleunigung, welche — wie ersichtlich — nach ca. 2 h ihren Höhepunkt erreicht hat, sinkt im Verlauf der 3. Stunde außerordentlich stark.“ Das gleiche gilt aber auch für Zellen mit Strömung „da der relative Fallwert eines Stärkekornes in einer Zelle mit Strömung im Verlauf dreier Stunden die gleichen

Schwankungen durchmacht, wie der eines aus den früher untersuchten Zellen mit ruhendem Plasmainhalt“ (19, S. 370).

Diese[1]) Fallzeitänderungen sind auch nach Heilbronn[2]) aufzufassen als die Wirkung „eines Nachlassens der Widerstände“, i. e. eben als die Wirkung einer Plasmaviskositätsverringerung. Eine Erklärung für die Ursache des „Nachlassens der Widerstände“ gibt Heilbronn — wie erwähnt — nicht, er sucht also den Verlauf seiner „relativen Fallzeit“-Kurve nicht zu erklären.

Nach unserer Auffassung wird dieser Verlauf auf folgende Weise verständlich. Zwischen den einzelnen Umdrehungen müssen bei Heilbronn[3]) jedesmal ziemlich lange Zeiten verstrichen sein (ca. 5 Minuten) und diese Intervalle waren jedenfalls nicht alle gleich lang. Unter solchen Umständen konnten sich die durch die Veränderung der gewöhnten Lage ausgelösten Reizeffekte summieren; eine Folge davon ist: der absolute Wert der Viskosität nimmt stets ab (die Kurve der „relativen Fallzeit“ steigt an)[4]).

Wenn nach 2 ½ Stunden (währender intermittierender Reizung) die Viskosität wieder zunimmt, so dürfte dies, wie Heilbronn meint, ein Zeichen des beginnenden Absterbens der Zelle sein, möglich aber wäre es allerdings auch, daß nach so lang andauernder Reizung sich die Folge einer Gegenreaktion bemerkbar macht, wodurch der Viskositätsgrad dem Ausgangsstadium sich wieder nähern würde.

Mit dieser kurzen Auseinandersetzung dürften wir jedenfalls gezeigt haben, daß die Heilbronnschen Versuchsergebnisse sich mit unserer Auffassung wohl vereinbaren lassen.

Diskussion.

Aus den mitgeteilten Versuchsreihen geht zunächst die bisher nicht bekannte Tatsache hervor, daß bei *(Phaseolus)*-Keimlingen jede beliebige Veränderung der von ihnen einige Zeit hindurch eingenommenen Lage eine vorübergehende Herabsetzung der Plasmaviskosität ihrer Stärkescheidezellen zur Folge hat. Eine derartige

1) Wir konnten andere überhaupt nicht beobachten, da in unseren Zellen ja keine Plasmaströmung stattfand.

2) In völliger Übereinstimmung mit unserer Ansicht.

3) Siehe letzte Kolumne der Tabelle 6 bei Heilbronn (19).

4) Siehe Heilbronns „Fig. 1“ (19).

Lageveränderung wird somit von der Pflanze als Reiz perzipiert. Der Effekt eines solchen Reizes kann nicht schlechthin als geotropisch bezeichnet werden; denn erstens fehlt überhaupt das Moment der Krümmung — der Effekt wird ja an einzelnen Zellen des Keimlings manifest — und zweitens ruft dasselbe Reizmittel (Schwerkraft) auch bei diffuser Einwirkung — an der horizontalen Klinostatenachse — und bei Wirkung in der Längsrichtung denselben Effekt hervor; in beiden letzten Fällen kann aber ein Reizmittel unmöglich einen tropistischen Erfolg haben. Der hier studierte Reizeffekt soll daher in Anlehnung an Fitting[1]) als „geisch" bezeichnet werden. Um Mißdeutungen vorzubeugen, sei hervorgehoben, daß die Bezeichnung „geisch" nicht identisch gedacht ist mit geotonisch. Der Ausdruck geischer Effekt soll vielmehr ein weiterer Begriff sein, der alle durch die Schwerkraft ausgelösten Reizeffekte umfaßt. Als geische Reizeffekte wären demnach zu bezeichnen geotropische, geotonische[2]), geomorphotische, der „Hemmungsreiz" [M. M. Riß' (32)] und die hier speziell untersuchte Reaktion, die sich in einer Plasmaviskositätsänderung äußert. Um eine kürzere Ausdrucksweise zu ermöglichen, sei auch dieser letztgenannte geische Effekt — die Plasmazähigkeitsänderung — mit einem speziellen Ausdruck belegt und „geoviskosische" Reaktion genannt.

Beide geischen Reizreaktionen, die geotropische und die geoviskosische, haben stets das gleiche Reizmittel, häufig auch den gleichen Reizanlaß[3]). Jedenfalls aber kann es vorkommen, daß ein Organ (in seinen Zellen) ein geoviskosisches Reaktionsvermögen besitzt, ohne geotropisch reagieren zu können. So ist der Fall leicht denkbar, daß ein ausgewachsener Stengel den Schwerkraftsreiz zwar perzipiert und auf Lageveränderung hin in seinen Zellen geoviskosische Effekte aufweist, ohne natürlich zu einer geotropischen Reaktion (Krümmung) mehr befähigt zu sein. Bei Reizanlässen, bei welchen beide Reizreaktionen auftreten, die geoviskosische und die geotropische, ist die Annahme möglich, daß der geoviskosische Vorgang ein Glied der geotropischen Reizkette ist, also „einer jener unmittelbaren Vorläufer der Krümmung",

1) Zeitschrift f. Botanik, 1910, S. 196. Im Gegensatz zu „photo"- und „hapto"-tropisch werden hier von Fitting die Ausdrücke „photisch" und „haptisch" gebraucht.

2) Falls es solche überhaupt gibt.

3) Reizmittel und Reizanlaß im Sinne Jost's (22, S. 213, 214).

um deren Erforschung man schon lange bemüht ist. Der Zeit nach geht jedenfalls die geoviskosische Reaktion der geotropischen Krümmung stets voraus und diese Tatsache allein berechtigt in demselben Maße einen kausalen Zusammenhang beider Vorgänge zu vermuten, wie man auf die Beobachtung hin, daß der geotropischen Krümmung stets eine Umlagerung der Stärke vorausgeht, die Statolithentheorie begründet hat. Die Vermutung eines kausalen Zusammenhanges beider Vorgänge gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man sieht, daß gerade bei orientierter, einseitiger Reizung — bei Horizontal- oder Schrägstellung, bei der allein sich der geotropische Effekt durch verschieden starkes Wachstum der opponierten Flanken einstellt — sich auch der geoviskosische Effekt auf den antagonistischen Flanken graduell verschieden äußert. Die Annahme scheint uns daher berechtigt, daß ein Konnex zwischen beiden Reaktionen existiert, daß bei gerichteter Reizung der geoviskosische zu einem geotropischen Effekt wird. Beide Reaktionen wären demnach Glieder ein und derselben Reizkette, die geoviskosische, die der Zeit nach primäre, kann einerseits allein für sich ablaufen, andererseits — bei orientiertem Reizanlaß — das spätere, das geotropische Reizkettenglied bedingen.

Ist diese Erwägung richtig, dann ist die Heilbronnsche Methode, mit der erst der geoviskosische Effekt feststellbar wird, für die Analyse auch des geotropischen Reizvorganges von großer Bedeutung. Aber selbst wenn zwischen geoviskosischer und geotropischer Reaktion keine kausale Beziehung bestehen sollte, dürfte das Studium des ersteren bisher unbekannten Reizeffektes manch Interessantes bieten und in Anbetracht, daß beide geischen Vorgänge mit einer Geoperzeption eingeleitet werden müssen[1]), insbesondere Schlüsse über den Modus der Geoperzeption zu ziehen erlauben.

Vom rein physikalischen Standpunkt aus steht fest, daß, unter gleichen Verhältnissen, die Fallgeschwindigkeit der Stärke abhängt vom jeweiligen Plasmaviskositätsgrad. Beim geoviskosischen Reizvorgang erfolgt eine Erhöhung der Stärkefallgeschwindigkeit, der

1) Man müßte denn der uns im höchsten Grade unwahrscheinlich vorkommenden Ansicht sein, daß die Geoperzeption, welche einen geotropischen Effekt auslöst, in anderer Weise vor sich geht, als diejenige, die zur Viskositätsänderung führt und das in ein und derselben Zelle. Vgl. Noll (30).

eben eine Viskositätsverringerung vorausgehen muß. Es ist jedenfalls für den Unbefangenen naheliegend, die Zähigkeitsänderung als einen primäreren[1]) Schwerkraftseffekt anzusehen, der dann sekundär die Geschwindigkeit, der Stärkeumlagerung beeinflußt. Ist diese Anschauung zutreffend, dann besagt sie aber, daß das Plasma den Schwerereiz perzipiert, ehe die Statolithenstärke in die Lage kommt, einen Druck auf die physikalisch untere Wand auszuüben, ja daß die Perzeption der Schwerkraft von der Anwesenheit der Stärke überhaupt unabhängig ist.

Die gegenteilige Ansicht, daß erst sekundär durch das Sinken der Stärke, also durch „Zug"[2]), die Plasmazähigkeitsverringerung hervorgerufen werden sollte, erscheint uns recht unwahrscheinlich und gezwungen. Um einen derartigen einseitigen Zug sinkender Stärkekörner kann es sich übrigens, wenigstens bei Reizung durch Drehung an der horizontalen Klinostatenachse gar nicht handeln, es müßte also in diesem Falle nur durch die fortwährend „geänderte Druckrichtung" (Haberlandt, 16, S. 322) der irgendwo im Plasma lagernden Statolithen die Geoperzeption vermittelt werden. Dabei wäre natürlich die Beweglichkeit der Stärke keine conditio sine qua non der Geoperzeption und dies gerade in den der Statolithentheorie gemäß mit beweglicher Stärke speziell ausgestatteten Sinneszellen für Geoperzeption.

Die Ansicht gewinnt daher immer mehr an Wahrscheinlichkeit, die bereits 1907 K. Linsbauer (27) vertreten hat, nämlich, daß „selbst ohne Statolithen, also ohne Druckvermittler" die Perzeption vor sich gehen kann. „Selbst in einem Plasma" — äußert sich der genannte Autor — „das gar keine spezifisch schwereren oder leichteren Körper enthält, könnten je nach der Lage im Raume unter dem Einfluß der Schwerkraft Spannungsänderungen auftreten, die durch seine Struktur bedingt sind und zu einer Reizreaktion führen. Eine bestimmte Verteilung dieser Spannungszustände würde natürlich der Ruhelage entsprechen, während eine Änderung derselben als Reiz perzipiert werden könnte. Auf diese Weise könnte eine Perzeption des Schwerereizes auch völlig unabhängig von spezifisch

1) Damit soll nicht gesagt sein, daß die Viskositätsänderung das allererste (primärste) Glied einer geischen Reizkette darstellt, sie geht nur der Stärkeumlagerung voraus, ist aber selbst wieder durch Veränderungen unbekannter Natur bedingt.

2) Vgl. Heilbronn (18, S. 145).

schwereren Körperchen vor sich gehen . . . ." [1]). Bekanntlich hat sich auch Fitting (4) in diesem Sinne geäußert, indem er es als möglich bezeichnet, daß „das Plasma durch seine eigene Masse in den Reizzustand versetzt werden könnte". In neuester Zeit gibt auch M. M. Riß eine solche Möglichkeit zu, wenn sie sagt (32, S. 206): „Die primäre Wirkung der Schwerkraft könnte in einer Veränderung der diskreten Struktur des sensiblen Plasmas selbst liegen."

Der schlagendste Beweis für die Richtigkeit der hier vertretenen Ansicht wäre es, wenn es gelänge, geoviskosische Vorgänge auch in Zellen ohne Statolithenstärke festzustellen; derartige Beobachtungen können aber mit Hilfe der Heilbronnschen Methode kaum durchgeführt werden, doch soll in diesem Zusammenhange auf das Ergebnis unserer Versuchsreihe V hingewiesen werden: In Zellen ausgewachsener Pflanzenteile, in denen die Statolithen bis auf geringfügige Reste bereits geschwunden sind, verläuft der geoviskosische Vorgang ganz analog wie in den Zellen mit intakter Statolithengarnitur. Dies scheint uns wohl sehr zugunsten obiger Auffassung zu sprechen.

Die vorstehenden Erwägungen über den Modus der Geoperzeption sind, wie erwähnt, angestellt ohne Rücksicht darauf, ob ein kausaler Zusammenhang zwischen geoviskosischer und geotropischer Reaktion besteht oder nicht; existiert aber ein solcher Konnex — die oben mitgeteilten Erwägungen sprechen jedenfalls dafür —, so behalten die aus unseren Versuchsergebnissen abgeleiteten Argumente zugunsten der Annahme der Geoperzeption ohne spezifisch schwere Körperchen natürlich nicht nur ihre Gültigkeit, es steht vielmehr dann auch einer weiteren Diskussion der Statolithentheorie im Hinblick auf unsere Ergebnisse nichts im Wege.

---

1) Eine andere Vorstellung, wieso ohne spezifisch schwerere Körperchen Geoperzeption erfolgen könnte, hat kürzlich Jost (21, S. 592) auf Grund einer einfachen Berechnung als unhaltbar abgelehnt. Es handelt sich dabei darum, daß die Hautschichte des Plasmas wohl kaum „die geringe Druckveränderung beim Neigen der Zelle" aus der Vertikalen empfinden könne, wenn es sich bei der Gewichtswirkung überhaupt nur um den Druck „der ganzen Innenmasse der Zelle" (= Plasma + Vakuoleninhalt) handelt. Die von Linsbauer vertretene Vorstellung wird jedoch durch diese Beweisführung Josts nicht betroffen. Die Auffassung Linsbauers ist eine prinzipiell andere, indem nach derselben nicht der Druck infolge des Eigengewichtes, sondern die Deformation des Plasmas als Reizanlaß zu gelten hat.

Heilbronn hat bereits eine Beziehung zwischen der Plasmaviskositätsänderung und der Statolithentheorie herzustellen gesucht (19, S. 381). Nach einmal eingetretener narkotischer Starre des Plasmas ist, wie er gefunden hat, eine geotropische Perzeption nicht mehr möglich und eine geotropische Reaktion tritt erst dann wieder auf, wenn eine Statolithenumlagerung erfolgt ist. „Diese Beobachtung spricht, wie der Unbefangene zugeben muß, sehr zugunsten von Haberlandts Auffassung.“ Diese mit seinen eigenen Worten angeführte Ansicht Heilbronns gewänne dadurch an Wahrscheinlichkeit, wenn, wie er (19, S. 381) mitteilt, durch die Narkose die „geotropische Empfindlichkeit stärker geschädigt wird als die heliotropische“. Es hat aber Kniep (24, S. 400) in seiner Besprechung der Heilbronnschen Arbeit darauf aufmerksam gemacht, daß Heilbronn an einer anderen Stelle seiner Arbeit (19, S. 388) angibt, daß die heliotropische Empfindlichkeit viel stärker und dauernder durch die Narkose herabgedrückt wird als die geotropische.

Besonders im Hinblick auf letztere Tatsache, können wir uns der obigen Ansicht Heilbronns nicht anschließen, sondern mit Heilbronn nur ausdrücklich folgendes betonen: „Die Tatsache, daß, solange die narkotische Plasmastarre herrscht, eine Geoperzeption nicht erfolgt, ist für die Auffassung Haberlandts nicht beweisend, weil man sagen kann, das starre Plasma sei an sich nicht fähig Reize zu perzipieren.“ Nach unserer eigenen Auffassung ist es geradezu selbstverständlich, daß die Narkose, die nach Heilbronn eine völlige Plasmastarre bewirkt, die geotropische Reaktion durch direkte unmittelbare Beeinflussung des Plasmas hindert, indem sie nämlich ein primäres Glied der geotropischen Reizkette — die Viskositätsverringerung des Plasmas — verhindert und unmöglich macht. Nach der modifizierten Fassung der Statolithentheorie muß eine geotropische Reizung auch dann stattfinden, „wenn die Stärkekörner infolge größerer Konsistenz des Cytoplasmas, in das sie eingeschlossen sind, in ihrer Lagerung so gut wie gar nicht beeinflußt werden“ (17, S. 542). Es könnte also nach dieser Fassung — wenn durch die Narkose nicht auch andere Änderungen einträten als nur die hochgradige Plasmaviskositätszunahme (Starre) — in der Narkose eine Geoperzeption stattfinden, nicht dagegen nach unserer Auffassung. Der von Heilbronn festgestellte Zusammenhang zwischen narkotischer Plasmastarre und Ausbleiben der geotropischen Krümmung spricht demnach — wenn

schon überhaupt zugunsten irgend einer Deutung — wohl eher für unsere, als für die der Statolithentheorie.

Bei weiterer Erörterung der Beziehungen unserer Ergebnisse zur Statolithentheorie kann diese nur in ihrer ursprünglichen Fassung ins Auge gefaßt werden, insofern sie also der Umlagerung der Statolithen eine wichtige Rolle zuschreibt.

Der Statolithentheorie gemäß ist — wie der Besprechung von M. M. Riß (32, S. 204 ff.) entnommen werden kann — für den physiologischen Erfolg des Druckes der Stärkekörner nicht die Zahl dieser Körner, noch auch die Größe der gereizten Fläche maßgebend, sondern nur die Stelle, an der die Stärkekörner wirken. Die Statolithentheorie fordert zumindest, daß wenigstens eine „Anzahl von Stärkekörnern den unteren Längswänden aufliegt“ (16, S. 343). Von einer solchen Lage an den „physikalisch unteren Längswänden“ kann bei der diffusen Reizung an der horizontalen Achse des Klinostaten gar nicht die Rede sein. Und trotzdem hat diese diffuse Reizung einen bedeutenden geoviskosischen Effekt, es muß also dabei eine Geoperzeption erfolgen können. M. a. W.: Die durch den geoviskosischen Effekt ermittelte Geoperzeption bei diffuser geischer Reizung läßt sich durch die Statolithentheorie ohne weitgehende Hilfsannahmen nicht erklären.

Auch in Beziehung zu anderen Ergebnissen unserer Versuche bedarf die Statolithentheorie einer Modifikation, wenn sie mit diesen in Einklang gebracht werden soll. Ebenso wie M. M. Riß (32, S. 205), müßten wir — stellten wir uns auf den Standpunkt der Statolithentheorie — „die Annahme der Empfindlichkeit der unteren und oberen Querwände machen“, haben wir ja doch gesehen, daß in aufrecht und inverser Vertikalstellung geoviskosische Effekte erzielt werden können.

Es sei daran erinnert, daß Haberlandt einen Fall konstruiert hat, bei dem es möglich ist, daß auch in der vertikal aufrechten Stengellage der Schwerkraftsreiz (ohne daß die untere Querwand empfindlich zu sein brauchte) mit Hilfe der Längswände im Sinne der Statolithentheorie perzipiert werden könnte (15, S. 462, 463). Die obere Querwand hält er auf Grund eigener Versuche ebenfalls für unempfindlich, äußert sich aber in dieser Frage in folgender Weise: „Bei völlig unbefangener Betrachtung der Dinge will es allerdings befremdlich erscheinen, daß ein orthotropes Organ die inverse Stellung nicht direkt wahrnehmen soll, sondern erst durch

gelegentliche Nutationen »darauf kommt«, daß es auf dem Kopfe steht" (15, S. 464, 465). Dieser Betrachtung Haberlandts stimmen wir natürlich völlig zu und unsere Versuche haben auch den Beweis der Richtigkeit dieser Argumentation erbracht. (Allerdings nehmen wir, um die Geoperzeption in der Inverslage zu erklären, nicht die Sensibilität der oberen Querwand an.) Noll (30, S. 416) hat schon die Möglichkeit einer Geoperzeption in der stabilen Ruhelage zugegeben. Dazu äußert sich Haberlandt (13, S. 462): „Der Beweis für das Vorhandensein solcher reaktionsloser Druckempfindungen läßt sich aber selbstverständlich nicht erbringen." Hier zeigt sich gerade in klarer Weise der heuristische Wert der Heilbronnschen Methode. Die Druckempfindung in der stabilen oder labilen Gleichgewichtslage ist eben gar nicht „reaktionslos", was im übrigen unterdessen auch M. M. Riß (32) gezeigt hat, sondern es unterbleibt bloß eine tropistische Reaktion, die geoviskosische Reaktion läßt sich aber beobachten. Die Heilbronnsche Methode macht uns eben in der Entscheidung der Frage, ob in bestimmten Fällen eine Geoperzeption stattgefunden hat, vom Auftreten eines Krümmungseffektes unabhängig.

Wir wollen nunmehr die Ergebnisse unserer und Haberlandts Schüttelversuche, deren Beziehungen zueinander und zur Statolithentheorie im allgemeinen erörtern.

Zunächst müssen wir uns darüber klar werden, wie wir nach unserer eigenen Auffassung die Fakta unserer Schüttelversuche verstehen können. Zunächst muß die Tatsache, daß durch das Schütteln in der Vertikallage überhaupt ein geoviskosischer Effekt erzielt wird, erklärt werden. Um die Wirkung einer Lageveränderung handelt es sich ja dabei jedenfalls nicht. Dagegen wird die „lebendige Kraft der Stöße" (15, S. 498) ebenso einen geoviskosischen Effekt auslösen müssen, als wie die Schwerkraft bei Lageveränderung. Denn, wenn nach unserer Annahme schon die bei einer Lageveränderung mitveränderte Druckrichtung der Schwerkraft durch Deformation des Plasmas einen geoviskosischen Effekt mit sich bringt, so muß das Schütteln „die lebendige Kraft der Stöße" um so mehr eine derartige Reaktion auslösen, als es gewiß zu einer kräftigeren Deformation und Störung des Plasmastrukturgleichgewichtes führt. Wir können also nunmehr sagen: Nicht nur eine Richtungsveränderung der Schwerkraft durch Lageveränderung ruft einen geoviskosischen Effekt hervor, sondern auch die „lebendige Kraft der Stöße" beim

Schütteln. Wird die Reizintensität zu groß — bei zu intensivem Schütteln —, überschreitet sie das optimale Maß, so tritt wie so häufig bei Reizen eine Umschaltung ein, der Reizeffekt schlägt aus einem positiven in einen negativen um, die Plasmaviskosität nimmt wieder zu[1]). In unseren Versuchen haben wir in solchen Fällen von einer Überreizung gesprochen. Daß eine solche Überreizung beim Schütteln in der Horizontalen rascher eintritt, muß nicht etwa daraus erklärt werden, daß in diesem Fall die Statolithen auf die allein empfindliche Plasmahaut der Längswand drücken, sondern wird verständlich, wenn man bedenkt, daß es sich hier um eine Summation zweier gleichsinniger Reize handelt, nämlich erstens des Reizes der Lageveränderung, zweitens desjenigen „der lebendigen Kraft der Stöße". Bei vertikalem Schütteln dagegen wirkt nur der zweite Reiz; eine Überreizung tritt hier daher erst später ein.

Nach den Beobachtungen Haberlandts hat bekanntlich ein Schütteln in vertikaler Lage keinen Einfluß auf die nachfolgende Geoperzeption, während ein Schütteln in horizontaler Lage eine Abkürzung der geotropischen Reaktionszeit bedingt. Haberlandt hat diese Tatsachen unter Zugrundelegung der Statolithentheorie befriedigend erklärt und sieht daher im Ergebnisse seiner Schüttelversuche eine weitere Stütze der Theorie. Es drängt sich nun die Frage auf, ob wir in der Lage sind, auf dem Boden unserer Vorstellung, d. h. ohne Zuhilfenahme der Statolithentheorie, die Beobachtungen Haberlandts verständlich zu machen.

Halten wir daran fest, daß in geneigter Lage, also in geotropischer Reizlage eine Differenz im Viskositätsgrade auf den antagonistischen Flanken auftritt und daß es voraussichtlich gerade dieser Unterschied im Verhalten der Ober- und Unterseite ist, welcher eine Differenz ihrer Wachstumsgeschwindigkeiten, also eine geotropische Krümmungsreaktion nach sich zieht. Beim Schütteln in der aufrechten Lage tritt nun, wie wir ermittelt haben, eine Verminderung des Viskositätsgrades auf, die sich in allen in Betracht kommenden Zellen in gleichem Maße äußern muß, da der Reizanlaß, die „lebendige Kraft der Stöße", auf sie in gleichem Sinne wirkt. Der Effekt, die allgemeine Abnahme der Viskosität, ist in diesem Falle derselbe, als wenn der Reiz diffus einwirkte, wie es bei der Rotation um die horizontale Klinostatenachse tat-

1) Auch für den geotropischen Effekt ist von Jost u. Stoppel (23) die Möglichkeit einer Umschaltung erwiesen worden.

sächlich der Fall ist, wobei wir gleichfalls eine allgemeine Abnahme der Viskosität beobachten konnten.

Wird ein vertikal geschüttelter Keimling, bei dem also der absolute Viskositätsgrad verringert ist, in die geotropische Reizlage gebracht, so unterscheidet er sich in seinem geotropischen Verhalten nicht von einem nicht geschüttelten in dieselbe Lage versetzten Keimling. Die Viskositätsdifferenz auf den antagonistischen Flanken muß in beiden Fällen erst erzielt werden. Der Unterschied im Viskositätszustande der beiden verschieden vorbehandelten Pflanzen liegt nur darin, daß der allgemeine, absolute Viskositätsgrad bei Beginn der geotropischen Reizung ein verschiedener ist. Die Zeitdauer aber, die zur Erzielung der erforderlichen Viskositätsdifferenz der Ober- und Unterseite nötig ist, braucht dadurch gar nicht beeinflußt zu werden und wird auch nicht beeinflußt, wie wir aus dem Ausfall der Haberlandtschen Versuche schließen können.

In guter Übereinstimmung mit dieser Deutung stehen auch die jüngsten Ergebnisse der Untersuchungen von M. M. Riß (32). Wenn sie findet, daß ein Verweilen auf dem Klinostaten, also eine diffuse Reizung auf den Ablauf eines geotropischen Reizvorganges keinen Einfluß hat, so liegen genau analoge Verhältnisse vor. Dadurch erfährt unsere Annahme eine erwünschte Bestätigung.

Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Schütteln in horizontaler Lage. Hier wirkt die „lebendige Kraft der Stöße“ in bezug auf die Längsachse des Organs gerichtet ein, hier wird also schon das Schütteln allein an den opponierten Seiten graduell verschiedene Viskositätsverringerung hervorrufen (nicht wie das vertikale Schütteln eine bloß allgemeine Abnahme des Zähigkeitsgrades zur Folge haben). Dazu kommt der geotropische Reiz, der ebenfalls allein für sich einen quantitativ ungleichen Effekt ober- und unterseits auslöst. So kann also bei horizontalem Schütteln die geotropische Reaktionszeit verkürzt werden.

Auch die Wirkung des sog. „Hemmungsreizes“ der M. M. Riß (32) läßt sich wohl auf Grund unserer Anschauungen verständlich machen. Nehmen wir zunächst den einfachsten Fall: auf ein Organ in geotropischer Reizlage wirkt die Schwerkraft g und senkrecht dazu (also als Längskraft) die Fliehkraft $f = g$. In bezug auf die Wirkung der Längskraft kann das Organ gegenüber dem Zustand in der stabilen Ruhelage überhaupt keine Veränderung

perzipieren. Die Längskraft ist ja in beiden Fällen = g. Bei gleich- und stationärbleibendem Reizanlaß strebt, wie wir wissen, die Plasmaviskosität autonom dem normalen Intensitätsgrad zu. Dieser Intensitätsgrad wird gestört durch die Wirkung der Querkraft (Schwerkraft), die die Tendenz hat, die Plasmaviskosität zu verringern. Es treten also gleichzeitig (als Effekte der gleichzeitig angreifenden Kräfte) zwei im entgegengesetzten Sinn wirkende Bestrebungen auf, die eine sucht den herrschenden Zähigkeitsgrad zu erhalten, die andere ihn zu verringern; die erste hat also einen „hemmenden" Einfluß auf den Effekt der zweiten. Tritt aber der Fall ein, daß die Längskraft (Fliehkraft) größer wird als die Querkraft (Schwerkraft), so müssen wir annehmen, daß eine derartig gesteigerte Kraft direkt eine Steigerung des Viskositätsgrades zur Folge hat[1]).

Auf diese Weise läßt sich also auch die Wirkung der Rißschen „Längs- oder Hemmungskraft" gut verständlich machen, während dies vom Standpunkt der Statolithentheorie aus — wie M. M. Riß betont (32, S. 205) — ohne Erweiterung derselben nicht möglich ist.

Es soll hier nicht das Statolithenproblem in seinem ganzen Umfange neuerlich aufgerollt werden. Wir verkennen keineswegs, daß manche Beobachtungen zugunsten der Statolithentheorie angeführt und gedeutet werden können, doch sollte hier nur insoweit auf das oft erörterte Problem eingegangen werden, als sich aus den eigenen Untersuchungen über den geoviskosischen Reizeffekt neue Gesichtspunkte zu dessen Beurteilung ergeben. Wie wir erörtert haben, läßt sich vor allem die ermittelte Tatsache der Geoperzeption bei diffuser Reizung am Klinostaten, ferner in der stabilen und labilen geotropischen Ruhelage ohne Erweiterung der Statolithentheorie nicht verständlich machen und sehen wir insbesondere auch in diesen Tatsachen eine Stütze für die von K. Linsbauer vertretene Ansicht, daß die Geoperzeption ohne Mithilfe

---

1) Diese Annahme kann unter Hinweis auf die Ergebnisse unserer Schüttelversuche nicht als gewagt bezeichnet werden; auch dort sehen wir eine Steigerung der Plasmazähigkeit (eine Umschaltung) eintreten bei zu hoher Intensität des Reizanlasses. (Für den geotropischen Effekt hat das gleiche Jost und Stoppel nachgewiesen; die auch hier bei zu hohen Fliehkräften beobachtete Umkehr der Reaktionsrichtung läßt sich auf Grund unserer Anschauungen ebenfalls wohl verständlich machen.)

spezifisch schwererer Körperchen (Druckvermittler) vor sich geht (Linsbauer, 27).

Natürlich bestehen Beziehungen unserer Versuchsergebnisse nicht nur zur Statolithentheorie, sondern auch zu vielen anderen Tatsachen und Annahmen des riesigen Forschungsgebietes der geischen Reizvorgänge.

Es konnte aber nicht Aufgabe dieser Diskussion sein, auf alle diese Beziehungen einzugehen. Dazu ist auch das von uns vorläufig erbrachte Tatsachenmaterial noch zu gering. Erst nach Erweiterung des experimentellen Teiles wird man — ohne weitgehende Hilfsannahmen aufstellen zu müssen — auch in bezug auf andere Probleme des Geotropismus die Diskussion mit Erfolg aufnehmen können.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Jede Veränderung einer gewöhnten Lage ruft in den Zellen der Stärkescheide (von *Phaseolus multiflorus*) einen Reizeffekt hervor, der in einer Abnahme des Viskositätsgrades des Plasmas besteht. Die Viskositätsabnahme äußert sich in einer Zunahme der Sinkgeschwindigkeit der beweglichen Stärke und diese kann mit Hilfe der Methode Heilbronns bestimmt werden. Diese durch die Schwerkraft ausgelöste besondere Form der Reaktion wird zum Unterschied von anderen „geischen" Effekten als „geoviskosische" Reaktion bezeichnet.
2. Jede beliebige Lage (also auch eine geotropische Reizlage) vermag nach Verlauf einer gewissen (Akkommodations-) Zeit zu einer relativen Gleichgewichtslage zu werden (indem der geoviskosische Effekt, die Plasmazähigkeitsverringerung, autonom rückreguliert wird). Jede Entfernung aus einer solchen sekundären Ruhelage hat einen geoviskosischen Effekt zur Folge, es kann daher auch in der geotropischen Ruhelage eine Reizreaktion vor sich gehen, dieselbe ist keine an und für sich reizlose Lage.
3. Die Viskositätsabnahme tritt auch bei allseitiger Reizung am Klinostaten ein, ein unmittelbarer Beweis für die Geoperzeption bei allseitiger Reizung.

4. Der geoviskosische Effekt ist augenscheinlich nicht sekundär durch das Sinken der Statolithenstärke hervorgerufen, vielmehr ist die Verkürzung der Fallgeschwindigkeit der Stärke der Erfolg abnehmender Viskosität. Die Geoperzeption ist somit in diesem Falle von der Verlagerung der Stärke unabhängig; unsere Ergebnisse stützen vielmehr die Annahme Linsbauers, derzufolge die Geoperzeption ohne Mitwirkung von spezifisch schwereren Körperchen (Druckvermittlern) unmittelbar durch Deformation des Plasmas selbst erfolgt. Auf Grund dieser Anschauung lassen sich auch die übrigen Versuchsergebnisse am einfachsten verstehen, während die Statolithentheorie ohne weitergehende Modifikation zu einer Erklärung derselben nicht ausreicht.
5. Durch Schütteln sowohl in horizontaler, als auch in vertikaler Lage wird ein geoviskosischer Effekt erzielt, was auf einer (in ähnlicher Weise wie durch die Schwerkraft) durch die lebendige Kraft der Stöße hervorgerufenen Deformation des Plasmas beruhen dürfte.
6. In der geotropischen Reizlage äußert sich der geoviskosische Effekt auf den antagonistischen Flanken gleichsinnig, aber quantitativ ungleich. Die Abnahme der Plasmazähigkeit ist unterseits größer als oberseits. Es ist daher sehr wahrscheinlich, wenn auch nicht direkt beweisbar, daß die Viskositätsänderung mit der geotropischen Reaktion in einem kausalen Zusammenhang steht und nur ein früheres Glied der geotropischen Reizkette darstellt.
7. In diesem Falle ist die Heilbronnsche Methode, welche eine Feststellung von Viskositätsänderungen gestattet, ein wertvolles Mittel zur näheren Analyse des geotropischen Reizvorganges; insbesondere bietet sie eine leichte und sichere Möglichkeit, unabhängig vom makroskopisch sichtbaren Krümmungseffekt die erfolgte Geoperzeption zu erkennen.

Herrn Prof. Dr. K. Linsbauer, auf dessen Anregung und unter dessen steter weitgehender Förderung die vorliegende Arbeit durchgeführt wurde, sei an dieser Stelle unser aufrichtigster Dank ausgesprochen.

Literatur-Verzeichnis.

1. Bach, H., 1907, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44.
2. Czapek, Fr., 1906, Oxydative Stoffwechselvorgänge bei pflanzlichen Reizreaktionen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43.
3. Darwin, Fr., 1903, The statolith-theory of geotropism. Proc. of the R. Society, V, 71.
4. Fitting, H., 1905, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41.
5. — —, 1913, Reizerscheinungen bei Pflanzen (Tropismen). Handwörterbuch d. Naturw., Bd. 8.
6. Fröschel, P., 1910, Über allgemeine, im Tier- und Pflanzenreiche geltende Gesetze der Reizphysiologie. Sammelreferat. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. 11.
7. Georgevitch, P. M., 1907, Cytologische Studien an den geotropisch gereizten Wurzeln von *Lupinus albus*. Beih. d. bot. Zentralbl., I, Bd. 22.
8. Grafe, V. und Linsbauer, K., 1909, Zur Kenntnis der Stoffwechseländerungen bei geotropischer Reizung. I. Mitteilung. S. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. 118.
9. — —, 1910, dasselbe. II. Mitteilung. Ebenda, Bd. 119.
10. Grottian, W., 1908, Beiträge zur Kenntnis des Geotropismus. Dresden.
11. Guttenberg, H. R. v., 1907, Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43.
12. Haberlandt, Fr., 1900, Über die Perzeption des geotropischen Reizes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XVIII.
13. — —, 1902, Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ebenda, Bd. XX.
14. — —, 1908, Über den Einfluß des Schüttelns auf die Perzeption des geotropischen Reizes. Ebenda, Bd. XXVIa.
15. — —, 1903, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38.
16. — —, 1906, Bemerkungen zur Statolithentheorie. Ebenda, Bd. 42.
17. — —, 1909, Physiologische Pflanzenanatomie, IV. Aufl., Leipzig.
18. Heilbronn, A. L., 1912, Über Plasmaströmungen und deren Beziehungen zur Bewegung umlagerungsfähiger Stärke. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 30.
19. — —, 1914, Zustand des Plasmas und Reizbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 54.
20. Hering, G., 1904, Untersuchung über das Wachstum invers gestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40.
21. Jost, L., 1913, Pflanzenphysiologie, IV. Aufl., Jena.
22. — —, 1913, Reizerscheinungen bei Pflanzen (Allgemeiner Teil). Handwörterbuch d. Naturw., Bd. 8.

23. Jost, L. und Stoppel, R., 1905, Die Veränderung der geotropischen Reaktion durch Schleuderkraft. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4.
24. Kniep, H, 1915, Besprechung der Arbeit Heilbronns (19). Zeitschr. f. Bot., Bd. 7.
25. Kraus, G., 1884, Die Acidität des Zellsaftes. Abh. naturf. Ges., Halle, Bd. 16.
26. Lepeschkin, W. W., 1909, Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen usw. Beih. d. bot. Zentralbl., I, Bd. 24.
27. Linsbauer, K., 1907, Über Wachstum und Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln. Flora, Bd. 97.
28. Luxburg, H., Graf, 1905, Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. Jahrb f. wiss. Bot., Bd. 41.
29. Neměc, B., 1901, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftsreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36.
30. Noll, F., 1902, Zur Kontroverse über den Geotropismus. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 20.
31. Pfeffer, W., 1904, Physiologie II.
32. Riß, M. M., 1913, Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 53.
33. — —, 1915, Über den Geotropismus der Grasknoten. Zeitschr. f. Bot., Bd. 7.
34. Schley, E. O., 1913. The Bot. Gaz., Vol. 56.
35. Simon, S. V., 1912, Untersuchungen über den autotropischen Ausgleich usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51.
36. Tröndle, A., 1910, Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48.
37. — —, 1913, Der zeitliche Verlauf der geotropischen Reaktion usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 52.
38. Weber, G., 1914, Änderung der Plasmaviskosität bei geotropischer Reizung. Vorläufige Mitteilung. Österr. bot. Zeitschr.

Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit.

Von

Dr. Peter Stark.

Mit 31 Textfiguren.

Obwohl die Berührungsempfindlichkeit der Pflanzen von jeher die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen hat, so ist die Verbreitung dieser Sensibilität im Pflanzenreich noch nie einer eingehenden Untersuchung gewürdigt worden. Man hat sich — und das ist von einem gewissen Standpunkte aus durchaus begreiflich — fast stets auf die Analyse der Fälle beschränkt, wo die Kontaktreizbarkeit in den Dienst besonderer biologischer Aufgaben getreten ist, und wo die Reaktionen infolge der außerordentlich gesteigerten Sensibilität besonders auffällig zutage treten. Ich erinnere hier nur an die Kontaktkrümmungen der Rankenpflanzen, Blattstielkletterer und mancher Insektivoren. Aber Darwin hebt mit Recht hervor, daß in diesen Fällen die Kontaktreizbarkeit nicht plötzlich und unvermittelt aufgetreten ist, sondern daß wohl eine in gewissem Maße wenigstens auch bei den übrigen Pflanzen vorhandene Eigenschaft weiter entwickelt wurde (11). Dieser Standpunkt wird von verschiedenen Forschern geteilt. So schreibt Leclerc du Sablon: „Presque tous les organes jeunes et en voie d'accroissement sont plus ou moins sensibles au contact. Plusieurs auteurs parmi lesquels je citerai Darwin et Hofmeister avaient déjà fait cette remarque, qu'il est d'ailleurs facile de vérifier. Il va sans dire qu'on a ici affaire à une sensibilité très faible ne se manifestant que par des courbures très lentes“ (30). Leider beschränkt sich Leclerc du Sablon auf diese allgemeinen Andeutungen und auch Darwin gibt keine näheren Angaben. Er beruft sich vielmehr auf die Untersuchungen von Hofmeister und Kerner.

Nun handelt es sich aber sowohl bei Hofmeisters wie auch bei Kerners Experimenten nicht um eigentliche Kontaktkrümmungen, sondern um seismonastische Erscheinungen (23, 27). Hier bleibt also noch eine Lücke auszufüllen. Kommen thigmotropische Reaktionen auch an Pflanzenorganen vor, die nicht zum Greifen und Festhalten bestimmt sind? Besitzt wirklich der Thigmotropismus im Pflanzenreich eine allgemeine Verbreitung? Und wenn dies der Fall ist, stimmt der Krümmungsverlauf mit dem der Ranken überein, sind die Reizbedingungen dieselben? Diese Fragen sind es, die im folgenden beantwortet werden sollen.

Einige Angaben sind freilich schon in der botanischen Literatur vorhanden. Ein Fall ist sogar schon recht lange bekannt. Es ist dies die Kontaktreizbarkeit der Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, die von Errera entdeckt und später nochmals von Wortmann und Steyer untersucht wurde (14, 62, 51).

Weitere Daten finden sich in zwei neueren Arbeiten von van der Wolk (60) und Wilschke (59). Van der Wolk konnte feststellen, daß die Keimlinge von *Avena sativa* schöne Krümmungen ausführen, wenn die Koleoptile leicht mit einem Holzstäbchen gestrichen wird; er ermittelte ferner, daß die Reaktionszeit um so kürzer ist, je stärker der Kontaktreiz ist, und daß sie bei intensivem Streichen bis auf 9 Minuten herabsinkt. Am meisten Beachtung verdient aber seine Angabe, daß auch mit feuchter Gelatine Krümmungen erzielt werden können.

Die Untersuchungen van der Wolks wurden von Wilschke auf einige weitere Gramineen ausgedehnt. Er beschäftigte sich hauptsächlich mit der Verteilung der Kontaktempfindlichkeit über die verschiedenen Zonen der Gramineenkeimlinge. Wir werden später noch Gelegenheit haben, auf seine Ergebnisse näher einzugehen[1]).

Eine Kontrolle der Versuche van der Wolks brachte mich auf den Gedanken, die ganze Frage von einer breiteren Grundlage aus anzufassen. Es wurde eine große Menge von Monokotyledonen und Dikotyledonen sowohl im Keimlingsstadium als auch im ausgewachsenen Zustand verarbeitet. Kryptogamen wurden, um den Umfang der Arbeit nicht zu sehr zu vergrößern, nur in beschränkter Anzahl herangezogen.

1) Eine Arbeit Figdors (16) über Thigmotropismus bei *Asparagus*-Keimlingen erschien während der Abfassung des Manuskripts und konnte im Text noch berücksichtigt werden.

Meine Experimente erstreckten sich ausschließlich auf Kontaktreizbarkeit (Thigmotropismus), nicht auf Seismonastie. Daß hier die Verhältnisse ähnlich liegen, d. h., daß seismonastische Reaktionen ebenfalls weit verbreitet sind und nur in besonderen Fällen, wie bei *Mimosa*, *Oxalis* und bei Cynareenstaubfäden, zu einem besonderen Grade angewachsen sind, das haben ja schon die oben genannten Versuche von Hofmeister und Kerner ergeben und das ist neuerdings noch von Hansgirg (21) bestätigt worden. Deshalb habe ich auf eine Berücksichtigung dieser Form von mechanischer Reizung von vornherein verzichtet.

Die Untersuchungen wurden im botanischen Institut von Leipzig ausgeführt. Ich möchte an dieser Stelle Herrn Geheimrat Pfeffer und ferner Herrn Privatdozent Buder für die vielen Anregungen und Ratschläge, die sie meiner Arbeit zuteil werden ließen, meinen aufrichtigsten Dank aussprechen[1]).

Methodisches.

Die Versuche wurden, soweit sie Keimlinge betrafen, in einem Dunkelzimmer des Leipziger botanischen Institutes angestellt. Die Temperatur in diesem Raume war ziemlich konstant und betrug im Winter 20—22°, im Sommer 23—25° C. Größere Ausschläge kamen nur selten vor, und es wurde stets darauf geachtet, daß bei Vergleichsserien keine Schwankungen auftraten.

Die Luftfeuchtigkeit bewegte sich gewöhnlich um 55 %. Einflüsse der Außenatmosphäre ließen sich nicht ganz ausschalten, und so trat mitunter ein Pendeln bis zu 45 % auf der einen und 65 % auf der andern Seite ein; das waren aber nur ganz seltene Ausnahmen.

Als Lichtquelle diente mir eine rote elektrische Birne, die bei der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Objekte keine phototropischen Reaktionen verursachte. Die empfindlichen Gramineen führten, wie Kontrollversuche zeigten, nach mehr als einstündiger Beleuchtung schwache Krümmungen aus, und deshalb wurden die Töpfe, sobald die Koleoptile die Erde durchbrach, unter schwarzen Pappzylindern aufgestellt. Während der Reizung wurden sie dann senkrecht unter die Lichtquelle gebracht und

---

1) Eine vorläufige Mitteilung über die Untersuchungen ist in den Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1915, Heft 8 gegeben.

danach wieder zugedeckt. Die Ablesungen, die nur einige Sekunden dauerten, fanden ebenfalls unter der Birne statt. Dieselben Vorsichtsmaßregeln wandte ich zum Überfluß meist auch bei den anderen Keimlingen an. Störungen, die irgendwie auf Phototropismus zurückzuführen wären, traten nie auf.

Die Aufzucht der Keimlinge erfolgte mit allen notwendigen Vorsichtsmaßregeln. Zunächst wurde gleichmäßiges Samenmaterial herausgesucht und dieses 12—24 Stunden eingequollen, falls es sich nicht um Arten handelte, bei denen die Keimung durch Quellung verzögert wird. Das Einquellen erfolgte in Porzellanschalen in einer seichten Wasserschicht, welche die Samen gerade eben zudeckte. Das gequollene Material wurde wiederum gesichtet und in fein gesiebte Erde eingesetzt, nur derbere Formen, wie *Lupinus albus*, *Phaseolus multiflorus* usw., kamen mitunter in feuchte Sägespäne. Nach der Aussaat wurden die Töpfe in der Regel sofort in das Dunkelzimmer gebracht, und nun wuchsen die Keimlinge bei konstanter Temperatur heran. Besondere Sorgfalt verwendete ich auf das gleichmäßige Begießen, da ich im Verlaufe meiner Versuche die Wahrnehmung machte, daß Vergleichsserien ganz verschieden ausfallen können, wenn die Erde nicht denselben Feuchtigkeitsgrad besitzt. Trockenheit übt in jeder Hinsicht eine Hemmung auf den Reaktionsverlauf aus.

Ehe die herangewachsenen Pflanzenserien zu Versuchen verwendet wurden, fand eine dritte Auslese statt. Keimlinge, die nicht ganz gerade gewachsen waren, zurückgebliebene oder vorangeeilte Individuen wurden ausgemerzt.

Für jedes Objekt mußte erst besonders festgestellt werden, welcher Zeitpunkt für die Reizung am günstigsten ist, das heißt, es mußte die Phase des maximalen Wachstums ausgenützt werden. Ganz junges Material reagiert gewöhnlich schlecht, ebenso altes, bei dem das Hypokotyl oder Epikotyl nahezu ausgewachsen ist. Auf diesen Umstand muß bei Vergleichsserien besonders geachtet werden. Es empfiehlt sich hier, wenn man nicht mit einem Satz von Keimlingen auskommt, die verschiedenen Serien zu derselben Tageszeit einzuquellen, auszusäen, zu begießen und zu reizen.

Bei *Avena sativa* machte ich die Erfahrung, daß die verschiedenen Handelssorten auch recht verschieden reagieren. Gute Resultate erhielt ich mit „weißem Fahnen“, mit dem auch die Mehrzahl der Versuche ausgeführt wurde.

Der Kontaktreiz wurde, wo es sich nicht um besondere Versuchsanstellungen handelte, mit einem Korkstäbchen von quadratischem Querschnitt ausgeübt, das ziemlich glatte Flächen hatte. Gestrichen wurde mit der Fläche, nicht mit der Kante, und zwar so leicht, daß nur bei dünnen Keimstengeln leichte Überkrümmungen eintraten.

Über die Versuchsanstellung bei Gewächshaus- und Freilandpflanzen ist nichts Besonderes zu sagen. Die Reizung fand an Ort und Stelle statt, das heißt da, wo sich diese Gewächse normalerweise befanden. Bei den Freilandpflanzen, mit denen von Mai bis September experimentiert wurde, war naturgemäß sowohl Temperatur als auch die Luft- und Bodenfeuchtigkeit von Fall zu Fall verschieden. Zusammengehörige Versuchsserien wurden jedoch möglichst unter gleichartigen Verhältnissen vorgenommen.

Die Zeichnungen der Keimlinge wurden in dem Dunkelzimmer selbst beim Lichte der roten Birne vermittels der Zeichenkamera hergestellt. Zu diesem Zwecke wurde die Lichtquelle hinter dem Zeichenobjekt aufgestellt, und nun gelangte das Bild durch ein Linsensystem auf einen Spiegel, der unter 45° aufgestellt war und das Bild direkt in die Zeichenebene projizierte. So konnten die Konturen unmittelbar auf Pauspapier nachgezogen werden. Durch mehr oder minder weites Ausziehen der Kamera konnte jede beliebige Bildgröße erzielt werden.

Die Zeichnungen der derberen Freiland- und Gewächshauspflanzen wurden derart angefertigt, daß die in Frage kommenden Organe nach Vollendung der Reaktion abgeschnitten und auf weißen Karton in ihrer natürlichen Lage festgesteckt wurden. Dann wurden mit einem spitzen harten Bleistift die Umrisse auf Papier nachgezogen.

I. Teil. Experimente mit etiolierten Keimlingen.

Die Arbeit gliedert sich nach dem Material in zwei verschiedene Teile. Der erste beschäftigt sich im Anschluß an die Untersuchungen van der Wolks und Wilschkes mit dem Verhalten von etiolierten Keimlingen gegenüber Kontaktreizen, der zweite handelt von den Reaktionen erwachsener Pflanzen, die bei normalen Lichtverhältnissen behandelt wurden.

Wir wenden uns zunächst den Keimlingen zu. Die untersuchten Arten gehörten den verschiedensten Familien an. Von der

Vermutung geleitet, daß ich bei den Keimlingen von Rankenpflanzen am ehesten Aussicht auf Erfolg hätte, begann ich mit Cucurbitaceen und erhielt auch tatsächlich mit *Cucurbita Pepo*, *Cyclanthera explodens* und *Sicyos angulata* positive Resultate. Da aber die meisten Cucurbitaceen sehr schlecht keimen, und es mir darauf ankam, immer mit größeren Serien zu arbeiten, so wandte ich mich anderen Familien zu. Vorzügliche Reaktionen erhielt ich außer bei den Gramineen besonders auch bei den Cruciferen und Caryophyllaceen. Aber es verdient hervorgehoben zu werden, daß sich von den 40 untersuchten Pflanzenarten sämtliche als kontaktempfindlich erwiesen. Nur das Ausmaß der Krümmung war von Fall zu Fall verschieden.

Kap. I. Der allgemeine Verlauf der Reaktion.

Es wird unsere erste Aufgabe sein, den Reaktionsverlauf in seinen allgemeinen Zügen zu verfolgen. Naturgemäß herrscht hierin die größte Mannigfaltigkeit. Gemeinsam ist bei allen Keimlingen nur das, daß nach einer einseitigen Kontaktreizung eine positive nach der Reizquelle gerichtete Krümmung erfolgt, vorausgesetzt natürlich, daß die Reizintensität die Schwelle überschreitet. Wo diese Schwelle liegt, wie lange Zeit verstreicht, bis die Krümmung eintritt, wie stark die Reaktion ausfällt und wie lange sie andauert: das alles hängt von der Beschaffenheit der untersuchten Spezies ab.

Schon hinsichtlich der Reaktionszeiten bestehen weitgehende Verschiedenheiten. Van der Wolk fand für seine Keimlinge von *Avena* 9 Minuten, und er weist darauf hin, wie niedrig dieser Betrag im Vergleich zu anderen Tropismen ist. Ich selbst fand bei starker Reizung mittlere Werte von 10 Minuten bis ca. 1 Stunde. In erster Linie war bei meinen Versuchen für den Eintritt der Reaktion die Dicke des Objekts maßgebend. Das ist eine Erscheinung, die ja bei den verschiedensten Reizkrümmungen zutage tritt, und auf die in neuerer Zeit hauptsächlich Blaauw hingewiesen hat (3). Um eine Vorstellung von der Größenordnung der hier vorliegenden zeitlichen Unterschiede zu geben, sind in der folgenden Tabelle drei zarte und drei derbe Objekte einander gegenübergestellt. Die Reizung war bei allen Keimlingen gleichartig, der Stengel wurde 50mal gestrichen. Es zeigt sich, daß bei den zarten Arten nach 20 Minuten schon der größte Teil reagiert hat. Bezeichnet man in üblicher Weise als Reaktionszeit die Zeit, bei der

die Hälfte aller überhaupt reagierenden Individuen in die Reaktion eingetreten ist, dann liegt dieser Wert für die drei ersten Arten: *Agrostemma Githago*, *Phalaris canariensis* und *Panicum miliaceum* unter 20 Minuten, bei *Silybum Marianum* und *Ricinus communis* zwischen 40 und 60 Minuten und bei *Lupinus albus*, der dicksten Spezies, etwa bei 1 Stunde. Außerdem zeigt sich, daß bei den dickeren Formen die Kurve der Reaktionszeiten viel breiter auseinander gezogen ist. Die einzelnen Individuen einer Serie zeigen viel größere Schwankungen. Wenn man aber nur lange genug zuwartet, dann erhält man auch hier oft denselben Prozentsatz von Krümmungen, ein Hinweis darauf, daß der Unterschied im Verhalten doch wohl weniger auf die geringere Sensibilität, als auf die geringere Reaktionsfähigkeit zurückzuführen ist.

Tabelle I.

	Versuchspflanze	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:						
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
Zarte Objekte	*Agrostemma Githago*	27	20	24	25	27	27	27	27
	Phalaris canariensis	18	15	18	18	18	18	18	18
	Panicum miliaceum .	28	17	26	26	26	26	26	26
Derbe Objekte	*Ricinus communis* .	15	3	5	10	12	14	14	14
	Silybum Marianum .	24	1	7	14	20	21	22	22
	Lupinus albus . .	28	1	7	11	18	20	22	22

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, ist bei den empfindlicheren Formen ein Ablesungsintervall von 20 Minuten schon zu groß, um die Reaktionszeiten genauer festzulegen. Deswegen wurde bei einigen Arten in kürzeren Zwischenräumen abgelesen. Ich gebe in Tab. II nur zwei derartige Beispiele wieder. Bei der einen Art, *Brassica Napus*, liegt über die Hälfte der Reaktionen in dem Intervalle von 10 zu 15 Minuten, und als mittlere Reaktionszeit finden wir 13 Minuten. Bei der andern, nämlich *Agrostemma Githago*, ist es sogar das Intervall von 0—5 Minuten, bei dem die meisten Krümmungen eintreten; die Kurve der Reaktionszeiten besitzt links einen halben Gipfel und fällt sehr träge nach rechts ab. Dies hängt damit zusammen, daß bei dem Alter, in dem die Keimlinge hier untersucht wurden — ca. 3—7 cm —, einige Individuen schon anfangen ihre Reaktionsfähigkeit zu verlieren, während sich andere

gerade auf dem Gipfel der Reaktionsfähigkeit befinden, ohne daß sich dafür äußere Kennzeichen geltend machen ließen.

Tabelle II.

Versuchspflanze	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:								Mittlere Reaktionszeit
		0′–5′	5′–10′	10′–15′	15′–20′	20′–25′	25′–30′	30′–35′	35′–40′	
Brassica Napus . .	31	1	5	16	6	3	—	—	—	ca. 12 Min.
Agrostemma Githago	31	11	8	7	1	1	1	0	2	„ 8 „

Wie man sieht, ist bei *Agrostemma* mit 5 Minuten die untere Grenze der Reaktionszeit noch nicht erreicht. Ich habe in diesem, wie auch in zahlreichen anderen Versuchen vereinzelte Exemplare beobachtet, bei denen die Krümmung schon nach 1 Minute zu erkennen war und nun, wenn man einen dahinter liegenden Punkt fixierte, in makroskopisch erkennbarer Weise fortschritt. Dies waren freilich nur ganz seltene Ausnahmen, aber sie zeigen, daß der graduelle Unterschied zwischen Ranken und Keimlingen gar nicht so groß ist, zudem eine Menge von Ranken existieren, die eine wesentlich längere Reaktionszeit besitzen.

Neben dem Durchmesser spielt bei dem Eintritt der Reaktion auch die Wachstumsgeschwindigkeit und die Länge der Wachstumszone eine hervorragende Rolle. Die für das Zustandekommen der Krümmung unerläßliche Wachstumsdifferenz wird ja um so eher herbeigeführt, je schneller der Stengel wächst, je bälder also ein genügender Unterschied in der Länge der opponierten Flanken verwirklicht werden kann. Und eine je längere Strecke des Stengels die Wachstumszone in sich begreift, desto früher kann es zu einem sichtbaren Erfolg kommen, weil sich die Wirkungen der einzelnen Teilzonen verstärken und daher eine augenfälligere Entfernung von der Vertikallage zur Folge haben. Und da bei ein und demselben Objekt sowohl die Wachstumsgeschwindigkeit als auch die Länge der Wachstumsregion einem Wandel unterliegt, so ergibt sich damit von selbst ein Zusammenhang zwischen der Reaktionszeit und dem Alter der Keimlinge. Es gibt ein Optimum für den Eintritt der Reaktion, das einer gewissen Altersstufe entspricht, und wenn man nach der einen oder der anderen Seite abweicht, dann erhält man verlängerte Werte. All diese Tatsachen sind so bekannt und selbstverständlich, daß ich darauf verzichten kann, einzelne Beispiele anzuführen.

Dieselben Faktoren nun, die auf die Reaktionszeit einwirken, machen auch ihren Einfluß auf den weiteren Verlauf der Krümmung geltend. Wie stark die Krümmung ausfällt und auf einen wie großen Teil des Keimstengels sie sich erstreckt, das hängt wieder mit der Wachstumsgeschwindigkeit und mit der Verteilung des Wachstums zusammen. Rasch wachsende Arten mit ausgedehnter Wachstumsregion stellen für uns das beste Untersuchungsmaterial dar. Ein solches Objekt ist wiederum *Agrostemma Githago.* Wählt man günstiges Material aus, das heißt solches, das sich in der maximalen Wachstumsphase befindet, dann kann bei starker Reizung der Krümmungsbogen so stark ausfallen, daß die Spitze des Keimlings den Boden berührt und der Stengel einen Halbkreis beschreibt, ja in extremen Fällen kann sich die Spitze sogar nach innen der Basis des Stengels zuwenden. Fig. 1 gibt einen solchen Keimling wieder in dem Stadium, wo er gerade den Boden berührt. Derartig starke Ausschläge habe ich nur noch bei *Sinapis alba* und *Brassica Napus* beobachtet.

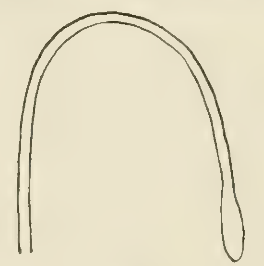


Fig. 1.
Agrostemma-Keimling 20 Minuten nach der Reizung.

Um eine Vorstellung von der Wachstumsverteilung bei derartigen *Agrostemma*-Keimlingen zu gewinnen, wurden zahlreiche Individuen mit Tuschezonen in einer Distanz von 5 mm markiert. Ich gebe hier in Tab. III nur die Ergebnisse eines Versuches wieder. Die vier Individuen, aus denen die mittleren Werte berechnet wurden, besaßen eine Länge von 4—5 cm. Zone I liegt an der Spitze, daran schließen sich fortlaufend die folgenden Zonen an. Die Zahlenwerte zeigen, daß noch in der VII. Zone ein freilich sehr geringer Zuwachs stattfindet. Im allgemeinen zeigte sich, daß sich Krümmungszone und Wachstumszone ziemlich genau decken.

Tabelle III. *Agrostemma Githago.*

	Länge der Zonen in mm							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Ursprüngliche Länge .	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0
Länge nach 6 Stunden	8,0	7,9	6,8	5,9	5,4	5,2	5,1	5,0
„ „ 24 „	13,3	10,8	8,5	6,8	5,7	5,3	5,1	5,0

Bei manchen untersuchten Pflanzen ist die Wachstumszone noch wesentlich länger, und der Krümmungsbogen kann infolgedessen 1 dm erreichen oder übersteigen. Dies ist z. B. bei *Cucurbita Pepo*, *Helianthus annuus*, *Lupinus albus* und *Ricinus communis* der Fall. Aber bei diesen Formen, die ja alle einen beträchtlichen Stengeldurchmesser besitzen, wird der Krümmungsradius nie so klein wie bei *Agrostemma*, und die Ablenkung der Spitze überschreitet daher nur ausnahmsweise 45°. In Fig. 2 ist ein Keimling von *Ricinus* dargestellt, der 20 cm Höhe besaß. Wie man sieht, reicht die Krümmung beinahe bis zur Basis des Stengels herab.

Bei den Dikotyledonenkeimlingen setzt die erste Krümmung stets an der Spitze des Stengels ein, etwa in der Zone, wo der maximale Zuwachs liegt. Von da an schreitet sie mehr und mehr fort und erfaßt immer tiefer gelegene Partien. Anfänglich liegt die maximale Krümmung oben an der Spitze, während der Krümmungsradius, je mehr man sich der Basis nähert, in um so stärkerem Maße anwächst. Im weiteren Verlauf der Reaktion aber wandert die Zone maximaler Krümmung langsam am Stengel herunter, während sich die Stengelspitze wieder geradestreckt. Dieser Prozeß ist sehr schön zu verfolgen bei Fig. 3, die einen Keimling von *Agrostemma Githago* (4 cm Höhe) in den verschiedenen Phasen der Krümmung wiedergibt. Die erste Zeichnung erfolgte nach 10 Minuten, aber die Reaktion war so weit schon fortgeschritten, daß der ganze Stengel leicht gekrümmt erscheint. Nach 20 Minuten ist das oberste Drittel des Stengels schon wieder gerade, während die Krümmung an der Basis verstärkt ist. Nach 50 Minuten erreicht die Reaktion ihren Höhepunkt, die Spitze steht fast horizontal. Und nun erfolgt die rückläufige Bewegung, die nach 3½ Stunden, als der Versuch abgebrochen wurde, noch nicht vollendet ist.



Fig. 2.
Ricinus-Keimling.

Ähnlich wie *Agrostemma* verhalten sich die meisten Dikotylenkeimlinge. Wenn man wollte, könnte man hier den kleineren Abweichungen entsprechend verschiedene Typen unterscheiden, wie dies Rothert (46) bei den phototropischen Krümmungen getan

hat. So beginnt die Spitze bei manchen Keimlingen sich sehr bald aufzurichten, mitunter schon dann, wenn die Krümmung basalwärts noch verstärkt wird; es kommt dann zur Bildung charakte-

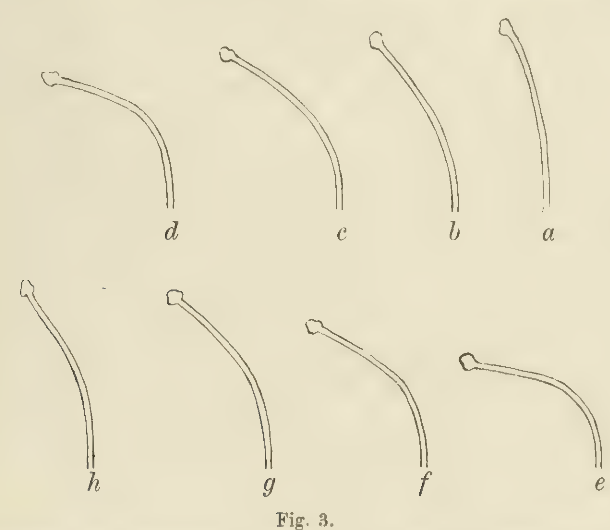


Fig. 3.
Krümmungsverlauf bei *Agrostemma*: *a* nach 10, *b* nach 20, *c* nach 30, *d* nach 40, *e* nach 50, *f* nach 120, *g* nach 180, *h* nach 240 Minuten.

ristischer S-Krümmungen, die dem Widerstreit von geotropischen und haptotropischen Tendenzen ihre Entstehung verdanken. Ein solches Stadium stellt Fig. 4 dar.

Fig. 4.
a = *Avena*, *b* = *Brassica*, *c* = *Helianthus*.

Ein besonderes Verhalten zeigen ihren veränderten Wachstumsverhältnissen zufolge die Gramineen. *Avena* schließt sich noch am meisten dem Dikotylentypus an. Die Krümmung erscheint zwar nicht ganz an der Spitze, sondern etwa 1 cm darunter, dort wo der maximale Zuwachs liegt (Fig. 5). Das verdient deshalb hervorgehoben zu werden, weil hierin ein Unterschied zu den phototropischen Krümmungen besteht, die ganz oben einsetzen.



Fig. 5.
Avena-Keimling, Beginn der Krümmung.

Rothert schloß hieraus mit Recht, daß die Lichtempfindlichkeit nicht in der Zone größten Zuwachses, sondern eben in der äußersten Spitze der Koleoptile ihren Höhepunkt besitzt. Für den Haptotropismus hat dies, wie wir später bei den Versuchen mit lokalisierter Reizung sehen werden, keine Gültigkeit.

Noch auffälliger ist das Verhalten von *Panicum.* Reizt man hier den ganzen Keimling, dann macht sich nach sehr kurzer Zeit die Reaktion in dem obersten Teil des Hypokotyls bemerkbar. Von da aus greift sie nach tiefer gelegenen Zonen über, während die Koleoptile meistens vollständig gerade bleibt und rein passiv übergebogen wird (Fig. 6*a*). Bei manchen Keimlingen — besonders wenn man altes Material verwendet, kann sogar die Krümmung auf einen sehr kleinen Bezirk der Hypokotylspitze beschränkt bleiben, so daß ein ziemlich scharfer Knick entsteht (Fig. 6*b*). All dies stimmt wieder sehr schön damit, daß bei *Panicum* die oberste Zone des Hypokotyls durch sehr rasches Wachstum ausgezeichnet ist, daß aber die Wachstumsgeschwindigkeit in basipetaler Richtung sehr schnell abfällt, und daß die Koleoptile schon recht früh vollständig ausgewachsen ist.

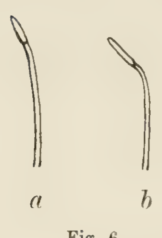


Fig. 6. *Panicum* - Keimlinge, total gestrichen.

Wieder andere Bilder liefert *Zea Mays.* Hier liegt der maximale Zuwachs ebenfalls im Hypokotyl, aber auch die Koleoptile nimmt noch erheblich an Länge zu. Infolgedessen wird hier die Krümmung zuerst in der Spitze des Hypokotyls bemerkbar, sie schreitet aber von hier aus nicht nur nach unten, sondern auch nach oben fort. Die stärkste Krümmung liegt ziemlich nahe an der Grenze von Hypokotyl und Koleoptile, etwas unter der Ansatzstelle.

Nach alledem scheint die erste Krümmung stets an die Zone des Stengels gebunden zu sein, die das stärkste Wachstum besitzt. Dies gilt auch, wie später dargelegt werden soll, mitunter sogar für die Fälle, wo die Reizung an einer ganz anderen Stelle erfolgt.

Wir müssen zum Schlusse noch etwas ausführlicher auf den Ausgleich der Krümmung eingehen. Ich erwähnte schon, daß die Gegenreaktion bei den verschiedenen Keimlingsarten nicht zu derselben Zeit einsetzt. Der einfachste Fall ist der, daß dann, wenn der maximale Ausschlag erreicht ist, ein langsames, gleichmäßiges Aufrichten erfolgt, bis der Keimling wieder die normale Stellung

einnimmt und in dieser Lage verharrt. Ein solches Verhalten ist aber nur selten verwirklicht. Meistens setzt die Gegenreaktion an der Spitze schon ein, wenn die tiefer gelegenen Zonen noch fortfahren sich zu krümmen, und es treten S-Kurven auf, deren Wendepunkt allmählich am Stengel herabwandert. Zuerst erreicht die Spitze die Vertikallage, tiefer gelegene Zonen folgen nach und schließlich werden die alten Verhältnisse wieder hergestellt, wenn die Krümmung nicht so lange andauerte, daß sie zum Teil wenigstens durch Wachstum fixiert wird. Übrigens kommen die beiden hier unterschiedenen Fälle bei ein und demselben Objekt vor, je nachdem der Reiz verschieden stark ist. Bei intensiver Reizung erreicht die Reaktion erst ihre volle Amplitude, und dann setzt die gegenläufige Phase ein. Die Tendenz, die Krümmung auszugleichen, wird hier offenbar durch die nur sehr langsam abklingende Erregung in Schach gehalten. Je schwächer man aber reizt, desto früher gelangt die aufrichtende Komponente, die geotropische Reaktion in Verbindung mit dem Autotropismus zum Durchbruch und stört den normalen Ablauf der Krümmung.

Für viele Keimlinge bedeutet aber die Erreichung der Lotlinie beim Rückgang keineswegs einen Haltepunkt. Es findet vielmehr eine Überkrümmung in der entgegengesetzten Richtung statt, eine Erscheinung, auf die schon Wilschke (59) und Figdor hingewiesen haben. Bei manchen Keimlingen habe ich sogar ein mehrmaliges Pendeln um die normale Ruhelage wahrgenommen. Dafür findet man vor allem bei *Avena sativa* schöne Beispiele. Nicht alle Versuchsserien, die ich mit dem Hafer anstellte, sind in dieser Hinsicht gleichmäßig ausgefallen. Bei manchen Versuchen hielt die Krümmung sehr lange an, und dann kehrten fast alle Keimlinge unmittelbar in die ursprüngliche Lage zurück; meist aber schlug etwa bei der Hälfte die positive Krümmuug in eine negative über, aber auch hier zeigten sich von Serie zu Serie ziemlich starke zeitliche Differenzen. Vielleicht sind diese Abweichungen von der Stärke der Reizung abhängig; möglicherweise spielen dabei auch nicht näher kontrollierbare Unregelmäßigkeiten in der Aufzucht eine Rolle. Ich führe hier in Tab. IV nur die Ergebnisse eines Versuchs an. In der ersten Vertikalspalte bedeutet:

+ der Keimling hat eine positive Krümmung vollzogen;

— an die positive Krümmung hat sich eine negative angeschlossen;

+′ der Keimling ist zum 2. Male in die positive Phase eingetreten;
—′ „ „ „ „ „ „ „ „ negative „ „ ;
+″ „ „ „ „ 3. „ „ „ positive „ „ .

Tabelle IV. *Avena sativa.*

Art der Krümmung	Es haben von 34 Keimlingen reagiert nach:								
	1 h	2 h	3 h	4 h	5 h	6 h	7 h	8 h	9 h
+	31	31	31	31	31	31	31	31	31
—	0	10	13	18	19	19	19	19	19
+′	0	2	5	8	9	10	12	13	13
—′	0	0	0	1	2	2	2	2	2
+″	0	0	0	0	1	1	1	1	1

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß bei manchen Keimlingen sogar ein wiederholtes Pendeln um die Ruhelage stattfindet. Von den 31 Keimlingen, die eine Krümmung ausführten, kehrten 12 direkt in die Vertikalstellung zurück, 19 vollzogen aber negative Krümmungen; davon schlugen $^2/_3$ nochmals in die positive Krümmungsrichtung über, und ein Keimling vollzog dieses Hin- und Herpendeln sogar zum dritten Male.

In Fig. 7 sind drei *Avena*-Keimlinge dargestellt, die sich in verschiedenen Phasen der ersten negativen Krümmung befinden.

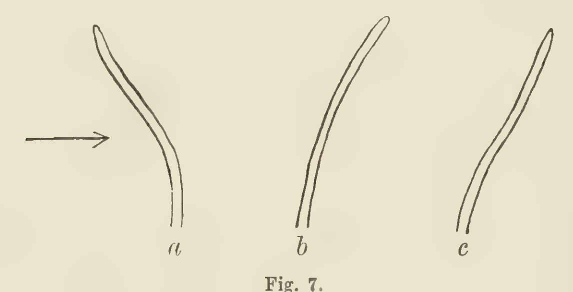


Fig. 7.
Avena-Keimlinge; verschiedene Krümmungsphasen.

Bei *a* ist die Wendung gerade eben angedeutet, bei *b* ist die maximale Amplitude erreicht und bei *c* beginnt sich die negative Reaktion auszugleichen. Wie man sieht, kann die erste negative Reaktion zu einem sehr starken Ausschlag führen, und ich habe Fälle beobachtet, wo sie die positive Krümmung an Stärke übertraf. Das sind aber Ausnahmen. Meistens klingen die Schwingungen

allmählich aus. Dabei kann es vorkommen, daß die negative Phase überhaupt ausfällt. Der Keimling krümmt sich positiv, streckt sich gerade und zeigt nach einiger Zeit wieder eine positive Nachkrümmung.

Negative Überkrümmungen wurden nicht nur bei *Avena* beobachtet. Ich fand sie auch bei *Beta vulgaris*, *Cannabis sativa*, *Hordeum vulgare*, *Lupinus albus*, *Pisum sativum*, *Polygonum Fagopyrum*, *Ranunculus arvensis*, *Sinapis alba* und *Sorghum vulgare*, meist aber nicht in so ausgeprägter Form. Ein derartiges Beispiel ist in Fig. 8 festgehalten. Es handelt sich um einen Keimling von *Ranunculus arvensis*. Auf eine erste positive Krümmung folgte nach 1,5 Stunden eine ebenso ausgeprägte negative, und dann streckte sich der Keimling dauernd gerade.

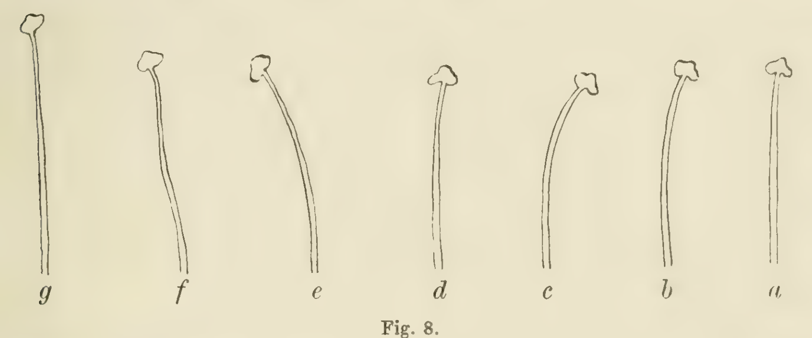


Fig. 8.

Keimlinge von *Ranunculus arvensis*: *a* nach 10, *b* nach 20, *c* nach 40, *d* nach 60, *e* nach 100, *f* nach 200, *g* nach 300 Minuten.

Wir stehen nun vor der Aufgabe, für das Pendeln eine Erklärung zu finden. Man kann dabei an mehrere Möglichkeiten denken. Zunächst könnten die negativen Krümmungen geotropischer Natur sein. Die Rückkehr in die Vertikallage ist ja sicher ein geotropischer Vorgang, und daß es dabei zu einem Pendeln um die Normalstellung kommen kann, ist ja längst bekannt. Gegen diese Deutung sprechen aber zwei Umstände; einmal, daß die negative Krümmung, wie schon erwähnt wurde, mitunter stärker ausfällt als die positive, und ferner, daß sich die Stengelspitze manchmal bloß bis zur Vertikalstellung emporrichtet und schon dann wieder umkehrt.

Eine zweite Möglichkeit wäre die, für das Pendeln Nutationen verantwortlich zu machen. Damit sucht Rothert die Schwankungen bei den heliotropischen Reaktionen von *Avena* zu erklären. Er

fand, daß die phototropische Krümmung nicht gleichmäßig fortschreitet, sondern daß Phasen stärkerer Krümmung mit solchen schwächerer Krümmung abwechseln, schon während die Reaktion ihrem Höhepunkt zustrebt. Nimmt man nun an, daß die Nutationen, wie dies tatsächlich häufig der Fall ist, nicht auf die Nutationsebene beschränkt bleiben, sondern am Stengel herumwandern, dann müßte bald eine Schwächung, bald eine Verstärkung der tropistischen Reaktion erfolgen, und bei der Annäherung an die Ausgangslage könnten dann negative Krümmungen vorgetäuscht werden. Nach meinen Wahrnehmungen aber läßt sich diese Interpretation auf die geschilderten Erscheinungen nicht anwenden. Die negativen Krümmungen sind bei manchen Objekten zu stark und zu zahlreich, als daß sie durch Nutationen erklärt werden können. Und bei *Avena* speziell macht sich das Gegeneinanderspielen von thigmotropischer Reaktion und Nutation in ganz anderer Weise bemerkbar. Die Keimlinge pendeln nämlich allmählich aus der ursprünglichen Krümmungsebene heraus. Während die erste Krümmung dem Reiz genau zugewendet ist, ist mitunter schon die erste negative Krümmung nicht genau entgegengerichtet, sondern schon etwas gegen die Nutationsebene verschoben, und bei der zweiten positiven Krümmung wird die Abweichung noch größer, bis schließlich die Nutationen wieder in der normalen Richtung erfolgen.

Drittens könnten die negativen Krümmungen ebenso wie die positiven haptotropischer Natur sein; der Umschlag würde dann einer Stimmungsänderung entsprechen, wie eine solche häufig beim Phototropismus bei langer Belichtung eintritt. Allerdings sind bisher keine sicheren Beispiele für negativen Haptotropismus bekannt. Auch meine Versuche boten keine Anhaltspunkte dafür. Zwar traten bei manchen Keimlingen, z. B. *Vaccaria*, wenn sehr stark gereizt wurde, in vereinzelten Fällen sofort negative Krümmungen ein, aber ich habe diese Vorgänge noch nicht näher analysiert, und es besteht die Möglichkeit, daß hier traumatotrope Reaktionen vorliegen, ähnlich wie bei den Darwinschen Versuchen mit Keimwurzeln.

Schließlich wäre es denkbar, daß der Krümmungsprozeß als solcher — unabhängig davon, daß er gerade durch einen Kontaktreiz ins Leben gerufen wurde — nach Ablauf einer bestimmten Zeit eine gegengerichtete Krümmungstendenz auslöst und daß sich dies mehrfach wiederholt, bis die Erregung abklingt. Auf diese

Weise sucht Baranetzki (2a) verwandte Erscheinungen bei geotropischen, heliotropischen und mechanisch aufgenötigten Krümmungen zu erklären. Nun hat tatsächlich Fitting bei Ranken nachgewiesen, daß bei den Kontaktkrümmungen der Wachstumsbeschleunigung der einen Flanke eine deutlich abgesetzte Phase folgt, wo die gegenüberliegende schneller wächst. Stellen wir uns vor, daß dieser zweite Beschleunigungsprozeß bildlich gesprochen über das Ziel hinausschießt und damit einen dritten entgegengesetzten auslöst, so könnten wir auf diese Weise eine Vorstellung von der Mechanik des Pendelns bekommen. Dazu müßte aber zuerst einmal festgestellt werden, ob bei den Keimlingen, wie zu vermuten ist, die haptotropische Reaktion in derselben Art zustande kommt wie bei den Ranken.

Ich muß mich damit begnügen, auf diese Fragen ganz kurz hingewiesen zu haben, da zu ihrer Beantwortung noch ziemlich weitläufige Versuchsanstellungen erforderlich sind.

Kap. II. Zusammenhang zwischen Reizstärke und Reaktionsverlauf.

Wir haben im vorigen Kapitel den Reaktionsverlauf verfolgt, ohne zunächst einmal auf die Reizstärke Rücksicht zu nehmen. Nun bestehen aber — genau so wie bei anderen Sensibilitäten — auch bei der Berührungsempfindlichkeit ganz bestimmte Beziehungen zwischen Reizstärke und Krümmungsreaktion. Diesem Zusammenhang soll hier nachgegangen werden.

Um einigermaßen vergleichbare Werte zu bekommen, wählte ich ein für allemal eine ganz bestimmte Streichskala. Die Keimlinge wurden 1-, 5-, 10-, 20-, 50- und je nachdem auch 100 mal gestrichen. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß bei jeder Versuchsserie alle diese Intensitäten angewandt wurden.

Es ergaben sich folgende Gesetzmäßigkeiten:

1. Je stärker der Reiz ist, desto größer ist die Anzahl der reagierenden Keimlinge. Das hat natürlich seine obere Grenze, nämlich dann, wenn alle Individuen, oder sagen wir besser nahezu alle sich krümmen. Es stellte sich nämlich heraus, daß fast stets bei einer größeren Serie einzelne Individuen sind, die sich durch mangelnde Reaktionsfähigkeit auszeichnen. Infolgedessen wurden nicht immer 100 % Reaktionen erreicht, sondern der maximale

Erfolg blieb bei 90—95 % stehen. Mit einmaligem Streichen war bei den meisten Arten die Reizschwelle schon erheblich überschritten. Das ist aus der folgenden Tab. V erkennbar. Um eine Vorstellung von der Sensibilität der einzelnen Arten zu geben, sind hier für die verschiedenen Intensitätsstufen die Prozentsätze der Reaktionen wiedergegeben. Um die Tabelle nicht zu sehr zu überlasten, habe ich nicht bei jedem Einzelversuch die Zahl der gereizten und der sich krümmenden Individuen beigefügt, sondern nur in der letzten Spalte die Gesamtzahl der bei allen Serien insgesamt verwendeten Keimlinge. Ich beschränke mich hier auf den Hinweis, daß jeder Versuch mit ca. 10—30 Individuen angestellt wurde. Nähere Belege finden sich für viele Serien im Anhang (Tab. XLVIII—LVIII).

Ein Blick auf die Tabelle zeigt, daß die verschiedenen Arten nur um weniges gegeneinander verschobene Reaktionsbilder ergeben. Bei den hochempfindlichen Formen reagiert bei der Streichzahl 1 schon der allergrößte Teil, drei Viertel oder noch mehr, und dann findet mit zunehmender Streichzahl nur noch eine geringe Vermehrung der Zahl der Krümmungen statt; dies gilt z. B. für *Agrostemma, Brassica, Panicum* und *Sinapis.* Im Gegensatz dazu stehen andere, stets derber gebaute Formen, bei denen die Reaktion erst bei größerer Streichzahl (5 oder 10) anhebt, und bei denen die Krümmungsprozente in viel langsamerem Rhythmus ansteigen; dafür liefern *Ervum, Phaseolus* und *Pisum* schöne Belege; bei ihnen ist offenbar auch bei hundertmaligem Streichen der maximale Erfolg noch nicht erreicht, während bei den erstgenannten Objekten oft schon bei mehr als zehnmaligem Streichen kein weiterer Zuwachs an Reagierenden mehr stattfindet.

Es ist übrigens nicht bei allen Formen so einfach, die untere Grenze der Empfindlichkeit nachzuweisen, besonders bei Arten, die zu Nutationen neigen. Nähert man sich nämlich der Schwelle, dann fallen, wie wir später sehen werden, die Krümmungen viel schwächer aus, und wenn nun gleichzeitig der Prozentsatz der Reaktionen auf 10 % und weniger herabsinkt, dann ist man nie sicher, ob es sich nicht um Nutationen handelt, die sich ja nie ganz ausschalten lassen, und die sich nicht immer vorschriftsmäßig an die „Nutationsebene“ halten. Deswegen muß man bei solchen Versuchen ein größeres Material anwenden und gleichzeitig Kontrollversuche anstellen. Wo es mir nicht gelang, absolute Sicherheit zu erhalten, da sind die Zahlen in Klammer beigefügt.

Tabelle V.

Zusammenhang zwischen Streichzahl und Krümmungsprozenten.

Versuchspflanze	Prozentsatz der Krümmungen bei den Streichzahlen						Zahl der Individuen
	1	5	10	20	50	100	
Agrostemma Githago . . .	70	76	97	100	100	100	209
Avena sativa	44	100	—	100	—	—	100
Beta vulgaris	68	—	90	100	—	—	55
Bidens tripartita	19	70	—	92	—	—	55
Brassica Napus	85	95	100	100	100	—	75
Cannabis sativa	58	—	100	100	—	—	43
Ervum Lens	—	—	—	11	23	63	48
Helianthus annuus . . .	(unsicher, Nutat!)		—	86	94	100	36
Hordeum vulgare	50	—	—	76	—	—	82
Linum usitatissimum . . .	60	69	95	100	—	—	75
Lupinus albus	(29)	—	—	84	79	96	100
Panicum miliaceum . . .	78	92	90	100	90	—	170
Papaver somniferum . . .	40	52	84	91	—	—	133
Phaseolus multiflorus . . .	0	—	—	85	90	100	55
„ *vulgaris* . . .	0	0	17	41	69	89	119
Pisum sativum	0	0	(7)	50	100	—	67
Ranunculus arvensis . . .	67	100	100	100	100	—	42
Ricinus communis	29	—	53	100	93	100	85
Secale cereale	27	—	69	83	—	—	126
Silene dichotoma	31	60	—	—	—	—	79
Silybum Marianum . . .	0	41	—	79	92	100	112
Sinapis alba	70	95	94	100	100	—	75
Sorghum vulgare . . .	50	—	—	100	—	—	50
Triticum vulgare	55	—	73	94	—	—	124
Vaccaria parviflora . . .	44	67	72	88	100	—	104
Vicia Faba	(13)	38	57	80	95	—	118
„ *sativa*	—	45	61	—	83	93	72
Zea Mays	33	—	—	93	100	—	47

Es verdient noch hervorgehoben zu werden, daß auch einige dickere Arten schon bei einmaligem Streichen reagieren, aber der Ausfall der Versuche ist hier in stärkerem Maße als bei den empfindlicheren Formen von der Altersphase abhängig. Stellt man beispielsweise die Experimente mit ca. 5 cm hohen Keimlingen von *Lupinus albus* oder *Ricinus communis* an, dann erhält man nur ausnahmsweise Krümmungen; dagegen gibt *Lupinus* bei 8 cm Länge und *Ricinus* bei einer solchen von 1 dm einwandfreie Resultate, und zwar deshalb, weil hier die Wachstumszone sehr weit auseinandergezogen ist. Gerade bei diesen Spezies können Serien von verschiedenem Alter in keiner Weise miteinander verglichen werden. Die Reaktionen eines Satzes zeigen an zwei aufeinander folgenden Tagen sehr große Verschiedenheiten.

2. Je stärker der Reiz ist, desto erheblicher ist das Ausmaß der Krümmung. Allerdings zeigen die Individuen einer Serie, namentlich dann, wenn hinsichtlich der Größe keine genaue Übereinstimmung besteht, kein durchaus einheitliches Verhalten. Vielmehr schwanken, wie das ja nicht anders zu erwarten ist, die Ausschläge um einen bestimmten mittleren Wert, und dieser Mittelwert ist es, der sich mit zunehmender Streichzahl ändert; freilich ebenfalls wieder nur bis zu einer gewissen oberen Grenze. Wir haben hier einen deutlichen Hinweis auf die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes.

a b c d e

Fig. 9.
Reaktion nach einmaligem Streichen: *a* = *Ricinus*, *b* = *Hordeum*, *c* = *Vaccaria*, *d* = *Agrostemma*, *e* = *Triticum*.

Bei einmaligem Streichen besteht die Reaktion mitunter bloß in leichteren Deformationen in der Nähe des Vegetationspunktes. Das ist vor allem bei derberen Objekten, wie *Lupinus albus*, *Vicia Faba* usw., der Fall; aber auch hier kann es zu ganz auffälligen Krümmungen kommen, wofern nur die Wachstumszone eine große Länge besitzt. Das gilt z. B. für *Ricinus communis* (*a* in Fig. 9). Fig. 9 enthält einige Keimlinge verschiedener Pflanzenarten, die auf einmaliges Streichen reagiert haben. Wie man sieht, ist die Ablenkung nirgends sehr groß. Steigt man

nun zu höheren Streichzahlen empor, dann nimmt die Krümmung im allgemeinen erst ziemlich rasch, dann langsamer zu. Gleichzeitig nehmen immer tiefer gelegene Partien in auffälliger Weise an der Krümmung teil. Einen Beleg hierfür liefert Fig. 10. Keimling *a*, *b* und *c* geben das durchschnittliche Verhalten von drei Serien mit *Brassica Napus* wieder. Es wurde 1-, 5- und 100mal gerieben. Eine dazwischen liegende Serie mit der Streichzahl 50 wich von der mit 100 in kaum merkbarer Weise ab. Das Material in diesen Versuchen war ziemlich jung (2 cm), sonst wären die Ausschläge überall größer ausgefallen.

Wo die Grenze der Überreizung liegt, das hängt naturgemäß wieder von der Beschaffenheit des Objekts ab. Sie wird bei empfindlicheren Formen früher erreicht, als bei träge reagierenden Arten, die häufig noch einen Krümmungszuwachs zeigen, wenn man die Streichzahl von 50 auf 100 erhöht.

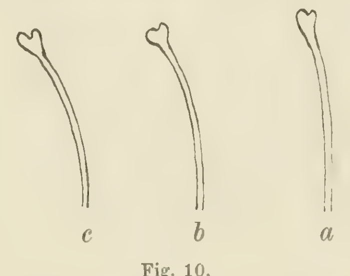


Fig. 10.
Brassica - Keimlinge: $a = 1$ mal, $b = 5$ mal, $c = 100$ mal gerieben.

3. Je stärker der Reiz ist, desto kürzer ist die Reaktionszeit. Diese Gesetzmäßigkeit, die beim Photo- und Geotropismus schon seit längerer Zeit bekannt ist, gilt auch für die Kontaktreizbarkeit, jedoch mit derselben Einschränkung, die auch bei den beiden anderen Tropismen gemacht werden muß. Je stärker der Kontaktreiz wird, desto geringer fällt die Verminderung der Reaktionszeit aus, und schließlich nähert man sich bei sehr intensiver Reizung einem Grenzwert, der bei weiterem Reizzuwachs keine Änderung mehr erfährt. Diese minimale Reaktionszeit entspricht in zeitlicher Hinsicht dem, was in räumlicher Hinsicht der maximale Ausschlag bedeutet.

Es lag nicht in meiner Absicht, diese Verhältnisse in exakter Weise zu verfolgen, und genaue Mittelwerte für die Reaktionszeiten bei verschiedenen Reizungsstufen zu berechnen. Das würde viel zu sehr in die Breite führen. Ich will mich daher bloß darauf beschränken, hier ein paar Versuchsprotokolle anzuführen, die das Gesagte wenigstens einigermaßen illustrieren (Tab. VI—VIII). Am ausgesprochensten sind die Unterschiede bei *Vicia Faba*. Die Reaktionszeit — im oben definierten Sinn — liegt bei einmaligem Streichen etwa bei 80 Minuten, bei fünfmaligem Streichen bei

40 Minuten, bei zwanzigmaligem Streichen endlich bei etwa 20 Minuten. Entsprechend liegen die Verhältnisse bei *Papaver*, nur läßt sich dies aus der Tabelle nicht so leicht erkennen, weil die erste Ablesung schon in eine Zeit fällt, wo bei drei Serien schon die Reaktionszeit überschritten ist. Ich habe die Übersicht auch aus einem anderen Grunde hier beigefügt, nämlich deshalb, weil sie sehr schön zeigt, wie mit Abnahme der Reizstärke die Zahl der Nachzügler immer mehr anschwillt und dadurch die Reaktionszeitenkurve sehr breit auseinander gezogen wird. Es ist dies eine Erscheinung, die mir bei den meisten Versuchsobjekten begegnet ist.

Tabelle VI. *Papaver somniferum.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
		20′	40′	60′	80′	100′
20	20	75 %	91 %	91 %	91 %	91 %
10	38	58 „	82 „	84 „	84 „	84 „
5	35	28 „	46 „	52 „	52 „	52 „
1	40	20 „	28 „	35 „	38 „	40 „

Tabelle VII. *Agrostemma Githago.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
		20′	40′	60′	80′	100′
100	37	73 %	89 %	95 %	100 %	100 %
50	27	74 „	89 „	93 „	100 „	100 „
20	30	70 „	93 „	93 „	100 „	100 „
10	33	36 „	79 „	93 „	97 „	97 „
1	40	25 „	60 „	70 „	70 „	70 „

Tabelle VIII. *Vicia Faba.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
		20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
20	20	40 %	75 %	80 %	80 %	80 %	80 %	80 %
5	16	13 „	19 „	25 „	38 „	38 „	38 „	38 „
1	31	0 „	3 „	3 „	6 „	10 „	13 „	13 „

Ein etwas verändertes Bild liefert *Agrostemma*. Beim Anstieg von 1—20maliger Reizung liegen die Verhältnisse normal. Dagegen ist der Reaktionsverlauf bei 20-, 50- und 100maliger Reizung nahezu identisch; mit der Streichzahl 20 ist etwa der maximale Erfolg erreicht; weitere Reizung ist wirkungslos. Bei manchen hochempfindlichen Arten wird dieser Zustand schon früher erreicht. So hatte bei manchen Haferserien (vgl. Tab. IIL Anh.) sogar die Streichzahl 5 den höchsten Wirkungsgrad. Allerdings ist zu all diesen Versuchen zu bemerken, daß sie bloß Annäherungswerte geben sollen; wenn man in kleineren Intervallen abliest und mit größeren Versuchsserien arbeitet, dann wird man ganz zweifellos noch feinere Abstufungen erhalten.

Die drei angeführten Beispiele sind beliebig herausgegriffen. Alle in Tab. V enthaltenen Objekte zeigten mehr oder minder scharf ausgeprägt dieselben Erscheinungen. Darüber geben einige Tabellen im Anhang Auskunft.

Zum Schlusse nur noch ein paar Worte über die Frage, wie sich Keimlinge bei Dauerreizung verhalten. Versuche hierüber wurden nur flüchtig und nebenbei angestellt, so daß ich noch kein abgeschlossenes Urteil zu geben vermag. Die Methode war folgende: An den Keimstengel wurde etwa 1 cm unterhalb der Spitze die Kante eines Korkbügels angelegt, der bifilar an einem Stativ aufgehängt war. Der Topf mit der Versuchspflanze mitsamt dem Stativ wurde auf den Tisch eines Klinostaten gebracht, der einen sehr unruhigen, stoßweisen Gang besaß und dadurch den Bügel ständig in eine leise zitternde Bewegung versetzte. Als Versuchsobjekte verwendete ich Keimlinge von *Agrostemma Githago*. Wurden die Pflänzchen nur eine Minute auf dem Klinostaten belassen, dann traten etwa bei der Hälfte meistens nach Ablauf von ca. 40 Minuten leichte Krümmungen ein. Wurde dagegen die Reizung kontinuierlich fortgesetzt, dann erfolgten nur bei vereinzelten Individuen schwache Reaktionen, die indessen bald wieder zurückgingen. Die Keimlinge wuchsen dann vollständig aufrecht weiter. Das sind Tatsachen, die durchaus für eine Gewöhnung an den Reiz sprechen und an das Verhalten von *Mimosa pudica* bei Dauerreizung erinnern. Aber die angewandte Methode hat einen Nachteil. Die Reizung ist so schwach und so stark lokalisiert, daß man, wie sehr man auch die Dauer der Reizung variiert, nie so starke Ausschläge erhält, wie bei dem

Streichverfahren[1]). Deshalb wandte ich noch ein anderes Verfahren an. Die Keimlinge wurden mit einer elektrischen Klingel gereizt, deren Glocke entfernt war. An dem Klopfer wurde vermittels Siegellack ein Korkstäbchen von quadratischem Querschnitt befestigt. Um Verletzungen auszuschließen, wurde die vordere Fläche des Korkes mit einem feinen Wattepolster überzogen. Wurde nun durch Stromschluß der Klopfer in Schwingung versetzt, so schlug nur die lockere Oberfläche des Wattebelegs an den Keimling an. Die Resultate dieser Versuche sind den vorhergehenden ganz ähnlich. Wurden die Keimlinge bloß 10 Minuten exponiert, dann erfolgten bei der Mehrzahl schon nach kurzer Zeit schöne Krümmungen, die mitunter sowohl nach oben als auch nach unten über die Perzeptionszone hinausgriffen. Wurden dagegen die Pflanzen kontinuierlich gereizt, dann verhielten sich die einzelnen Individuen verschieden. Ein Teil reagierte überhaupt nicht. Da die Reizung in diesem Fall sehr stark ist, so muß dies eine Folge der Überreizung sein. Ein weiterer Teil krümmte sich zwar, machte aber nach einiger Zeit, wie wir annehmen dürfen, aus demselben Grunde die Krümmung wieder rückgängig. Der Rest endlich reagierte ebenfalls, blieb aber, so lange der Versuch dauerte, nach Erreichung des maximalen Ausschlages in diesem Stadium stehen. Auch diese Experimente sprechen dafür, daß bei Dauerreizung eine Gewöhnung und ein Emporrücken der Reizschwelle statthat.

Kap. III. Reizung alternierender Flanken.

Wir sind schon im vorigen Kapitel einer Erscheinung begegnet, die für die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes spricht. Es ist dies die Tatsache, daß bei zunehmender Reizung von einem gewissen Punkte an kaum mehr eine Änderung in der Reaktionsweise zu verzeichnen ist, und daß bei einem raschen Anwachsen der Streichzahl meist eine immer geringere Erhöhung des Prozentsatzes der reagierenden Individuen erzielt wird. Tatsächlich ist die Vermutung, daß die Kontaktkrümmungen dem Weberschen Gesetz folgen, keineswegs neu. Sie ist schon in der grundlegenden Arbeit

---

1) Bei *Avena sativa*, *Brassica Napus*, *Linum usitatissimum* und *Sinapis alba* konnten sowohl bei andauernder wie auch bei vorübergehender Reizung durch den Korkbügel nur äußerst geringfügige, z. T. zweifelhafte Reaktionen erzielt werden.

von Pfeffer über die Reizbarkeit der Ranken (42) ausgesprochen. Dort heißt es: „Nach dem allgemeinen Eindruck scheint durch absolut gleichen Reizzuwachs eine Einkrümmung um so weniger vermehrt zu werden, je weiter diese fortgeschritten ist."

Aber es gibt noch einen anderen Weg, das Webersche Gesetz auf seine Gültigkeit zu prüfen, nämlich die Reizung alternierender Flanken. Solche Versuche hat Fitting (17) bei Ranken angestellt. Er sagt darüber: „Für den Erfolg ist es völlig gleichgültig, ob die Reizung auf beiden Seiten gleichzeitig oder ob sie zuerst auf der einen, sodann gleich darauf auf der anderen Seite erfolgt. Ist sie auf der einen etwas stärker ausgefallen, so tritt eine gewisse Krümmung ein, in dem Maße, wie eben der Kontakt auf der einen Seite größer war. Nach meinen Beobachtungen ist es denkbar, daß das Webersche Gesetz dabei gültig ist; jedoch gelang es mir nicht, dies exakt zu erweisen"; und an anderer Stelle: „Durch gleich starken Kontakt auf antagonistischen Seiten wird auch die Reaktion, die auf eine Reizung einer rechtwinklig zu beiden gelegenen Seite erfolgt, entweder ganz oder fast ganz gehemmt, vorausgesetzt nur, daß die Intensität dieses Kontaktes hinter der jener Kontakte zurücksteht. Ist sie aber größer, so tritt eine Reaktion ein, die aber kleiner ist als ohne Reizung der antagonistischen Seiten. Auch hier scheint nach meinen Beobachtungen das Webersche Gesetz Gültigkeit zu besitzen."

Es schien mir wichtig zu sein, diese Verhältnisse an einem Objekt wenigstens möglichst exakt nachzuprüfen, und dazu sind gerade Keimlinge besonders geeignet, weil sie sich von den meisten Ranken durch ihren schönen geraden Wuchs auszeichnen. Versuche mit alternierender Reizung wurden zwar schon von Wilschke bei Gramineenkeimlingen und von Figdor (16) bei solchen von *Asparagus*-Arten angestellt, aber nur, um zu beweisen, daß bei gleichstarker gegensinniger Reizung keine Krümmung stattfindet. Unsere Fragestellung wurde dabei nicht berührt.

Es handelte sich zunächst darum, eine geeignete Versuchspflanze zu finden, die möglichst wenig zu stärkeren Nutationen neigt. Denn hier, wo es auf quantitative Exaktheit ankam, mußten störende Krümmungen mehr wie in anderen Experimenten, die mehr das qualitative Verhalten im großen und ganzen festlegen sollten, vermieden werden. Als geeignetes Objekt stellte sich *Panicum miliaceum* heraus. Diese Pflanze hat auch den weiteren Vorzug, daß die entsprechenden Versuchsserien stets gleichmäßig ausfallen.

Ich muß in dieser Hinsicht Rothert widersprechen, der bei seinen phototropischen Experimenten bemerkt, daß bei derselben Reizung von Serie zu Serie recht auffallende Unterschiede in der Reaktionsweise zutage träten. Dies muß entweder am Samenmaterial oder an der Art der Aufzucht gelegen haben (46).

Aber mit der Wahl der Versuchspflanze waren die Schwierigkeiten nicht erschöpft. Als weitere Notwendigkeit erschien es, eine möglichst genaue Dosierung vorzunehmen. Das ist bei der Kontaktreizung nicht so einfach wie beispielsweise beim Photo- oder Geotropismus, wo man die zugeführte Energie in einen mathematischen Ausdruck zusammenfassen kann. Deshalb war ich ursprünglich darauf bedacht, einen Apparat zusammenzustellen, der es gestattet, auf die Keimlinge eine ganz bestimmte Reizmenge einwirken zu lassen, etwa durch einen Kolben, der durch einen elektrischen Strom in Schwingung versetzt wird. Aber nach verschiedenem Herumtasten ergab sich, daß die Fehlerquellen zu groß sind, und daß die Genauigkeit nur scheinbar wird. Und deshalb blieb ich bei dem Streichen mit der Hand. Wenn man sich durch lange Übung daran gewöhnt hat, Keimlinge zu streichen, dann stellt sich von selbst ein bestimmter Rhythmus ein, der mit gleicher Stärke und gleicher Geschwindigkeit abläuft; und da zu jedem Versuch eine größere Serie von Keimlingen verwendet wurde, so glichen sich Unregelmäßigkeiten, falls solche vorkommen sollten, aus. Eine gewisse Kontrolle für die Sicherheit der Methode liegt darin, daß Krümmungen nur in ganz vereinzelten Fällen auftreten, wenn zwei entgegengesetzte Flanken mit „gleicher" Intensität gereizt werden, d. h. gleich oft gestrichen werden.

Die Reizung alternierender Seiten birgt noch die weitere Mißlichkeit, daß es schwer ist, die einander entgegengesetzten Reize gleichzeitig einwirken zu lassen. Fitting half sich dadurch, daß er die Ranken zwischen zwei Pinseln hindurchzog. Aber er fand, daß die Resultate keine Änderung erleiden, wenn statt dessen erst die eine und dann die andere Flanke gestrichen wird. Bei den Ranken mit ihrer oft nur wenige Sekunden betragenden Reaktionszeit könnte man daran denken, daß, wenn die zweite Reizung beginnt, die Reaktion schon eingeleitet sein könnte und sich nicht mehr aufhalten ließe. Dieses Bedenken fällt jedoch bei den Keimlingen mit ihren wesentlich längeren Reaktionszeiten weg. Dafür sprechen auch die erwähnten Experimente mit gleichhäufigem Streichen beider Flanken. Erst wurde die eine Seite von *Panicum-*

Keimlingen 10mal gerieben und dann erst, also nach Erteilung der vollen Dosis, die entgegengesetzte; und nie sprach der Erfolg für eine stärkere Wirkung der ersten Reizung. Das könnte sich ja ändern, wenn größere Streichzahlen angewendet werden, was in den folgenden Versuchen häufig der Fall war. Deshalb wurde in solchen Versuchen intermittierend bald die eine, bald die andere Flanke gereizt. Sollte z. B. ein Keimling im Verhältnis 50 : 40 gestrichen werden, dann wurde erst die eine Flanke 25mal gerieben, dann wurde, damit ich die Stellung der Hand nicht zu verändern brauchte, der Topf um 180° gedreht, und die andere Seite wurde 20mal gerieben, dann erfolgte wieder eine Drehung und 25maliges Streichen u. s. f. So wurde vermieden, daß große Streichzahlen mit einem Mal verabreicht wurden und zwischen den beiden entgegengesetzten Reizungen zu viel Zeit verstrich.

Alle Bedenken, die man gegen die Methode einwenden könnte, verschwanden für mich, als ich die Versuchsergebnisse zusammenstellte und die erhaltenen Zahlen miteinander verglich.

Die Experimente zerfallen ihrer Natur nach in zwei größere Serien. Bei der einen wurde der absolute Unterschied der Streichzahlen gleich gewählt, bei der anderen der relative. Darüber geben die folgenden Tabellen Auskunft.

I. Absolute Differenz gleich.

Tabelle IX. Absol. Diff. = 1.

Streichzahl	Zahl der Indiv.	Es reagierten	Dasselbe in %
1 : 0	40	31	78
2 : 1	20	11	55
5 : 4	44	15	34
10 : 9	67	21	31
20 : 19	14	0	0

Tabelle X. Absol. Diff. = 5.

Streichzahl	Zahl der Indiv.	Es reagierten	Dasselbe in %
5 : 0	37	34	92
10 : 5	30	16	53
20 : 15	16	5	31
50 : 45	16	1?	(6)
100 : 95	16	0	0

Tabelle XI. Absol. Diff. = 10.

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es reagierten	Dasselbe in %
10 : 0	48	43	90
20 : 10	17	10	59
50 : 40	15	5	33
100 : 90	17	0	0

Tabelle XII.

Absol. Diff. = 25.

Streichzahl	Zahl der Indiv.	Es reagierten	Dasselbe in %
25 : 0	15	14	93
50 : 25	14	8	57

Tabelle XIII.

Absol. Diff. = 50.

Streichzahl	Zahl der Indiv.	Es reagierten	Dasselbe in %
50 : 0	28	26	93
100 : 50	15	3	20

Aus diesen Tabellen folgt mit unverkennbarer Deutlichkeit, daß es bei dem Eintritt der Reaktionen nicht auf den absoluten Reizunterschied ankommt. Derselbe absolute Reizunterschied wird um so wirkungsloser, je stärker die Reizintensität ist, und bei den kleineren Differenzen macht sich schon innerhalb unserer Tabellen eine Grenze bemerkbar, wo die Unterschiedsempfindlichkeit nicht mehr ausreicht, um zu Krümmungen zu führen. So reagieren bei der Streichzahl 1 : 0 etwa $^3/_4$ aller Individuen, bei 2 : 1 noch etwa die Hälfte, bei 5 : 4 ein Drittel und sogar bei 10 : 9 treten noch bei 31 % Krümmungen auf. Diese hohe Unterschiedsempfindlichkeit erschien mir so auffallend, daß ich absichtlich sehr zahlreiche Keimlinge untersuchte, aber auch in jeder Einzelserie war der Erfolg derselbe. Übrigens ist die Krümmungszahl von 31 % die einzige, die sich nicht ganz schön in die Stufenfolge einfügt, denn der Unterschied gegen die obere Zeile ist nur gering. Bei 20 : 19 endlich treten keine Reaktionen mehr auf. Wir befinden uns an der Grenze der Empfindlichkeit. In den Tabellen X u. XI liegt diese bei 50 : 45 und 100 : 90, in den beiden letzten (XII u. XIII) ist sie mit den angewendeten Streichzahlen nicht erreicht.

II. Relativer Unterschied gleich.

Tabelle XIV.

Relat. Unterschied = 5 : 4.

Streichzahl	Zahl der Indiv.	Es reagierten	Dasselbe in %
5 : 4	44	15	34
10 : 8	17	5	30
20 : 16	28	8	29
50 : 40	15	5	33
100 : 80	15	1?	(7)

Tabelle XV.

Relat. Unterschied = 2 : 1.

Streichzahl	Zahl der Indiv.	Es reagierten	Dasselbe in %
2 : 1	20	11	55
10 : 5	30	15	50
20 : 10	17	10	59
50 : 25	14	8	57
100 : 50	15	3	20

Tabelle XVI. Relat. Unterschied = 5 : 1.

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es reagierten	Dasselbe in %
5 : 1	15	12	80
10 : 2	28	20	71
20 : 4	27	20	74
50 : 10	14	10	81
100 : 20	13	11	85

Wenn man die Zahlen dieser Tabellen überblickt, dann fällt auf, wie gleichmäßig der Prozentsatz der Krümmungen ist, wenn das relative Verhältnis der Streichzahlen konstant gehalten wird. Wir können daher feststellen, daß das Webersche Gesetz bei dem Thigmotropismus in sehr schöner Weise verwirklicht ist. Eine Ausnahme machen bloß die Fälle, wo beide Flanken mit sehr hoher Intensität gereizt werden. Das darf uns aber nicht wundernehmen, denn diese Erscheinung wurde schon bei den verschiedensten Sensibilitäten beobachtet. Wenn die eine Flanke 100 mal und die andere 80 mal gestrichen wird, dann befindet sich der Keimstengel im Zustande der Überreizung, und dadurch wird die Unterschiedsempfindlichkeit in hohem Maße herabgesetzt; es finden keine Reaktionen mehr statt. Aber auch schon bei dem Verhältnis 100 : 50 beobachten wir einen deutlichen Rückgang, während bei 100 : 20 noch der normale Prozentsatz Krümmungen vollzieht.

Außer bei *Panicum* wurden auch mit *Vaccaria* und *Agrostemma* Versuche mit Reizung alternierender Flanken ausgeführt, wenngleich in geringerer Anzahl; hierüber geben zwei Tabellen im Anhang Auskunft. Diese Objekte sind nicht so günstig, weil häufiger störende Nutationen auftreten und die Prozentzahlen unsicher machen. Trotzdem genügen die Experimente, um zu zeigen, daß auch hier dieselben Gesetzmäßigkeiten obwalten (Tab. LIX, LX).

Kap. IV.

Lokalisierte Reizung bei Dikotyledonenkeimlingen.

Die Kontaktreizung ist wie keine andere geeignet zu lokaler Beschränkung. Während beim Phototropismus und in verstärktem Maße beim Geotropismus besondere Versuchsanordnungen erforderlich sind, ist es hier sehr einfach, die Reizung auf eine bestimmte,

eng umschriebene Stelle zu beschränken. Und deshalb ist es eine ganz besonders dankbare Aufgabe, gerade beim Haptotropismus den Fragen der Reizleitungsprozesse und der Verteilung der Empfindlichkeit nachzugehen. Allerdings waren die bisherigen Erfahrungen auf diesem Gebiete keineswegs vielversprechend. Die Untersuchungen Pfeffers und später die von Fitting (17) haben ergeben, daß bei den Ranken die Leitung des haptotropischen Reizes sehr unbedeutend ist, und daß sich bei diesen Organen trotz ihrer hervorragenden Berührungsempfindlichkeit die Krümmung im besten Falle über eine Strecke von 1 cm nach beiden Seiten ausbreitet. Deshalb sind die Ergebnisse mit etiolierten Keimlingen um so auffallender.

Die lokale Reizung wurde meistens mit freier Hand ausgeführt. Dazu diente ein fein zugeschnittenes Korkstäbchen, das eine glatte Fläche von 2 mm Breite besaß. Dieses Stäbchen wurde bei der Reizung horizontal gehalten, und dann fuhr ich — indem ich leicht an den Keimling andrückte — mit der Hand hin und her. Natürlich ist es dabei nicht möglich, genau dieselbe Höhe einzuhalten, aber es gelingt leicht, die Ausschläge nach oben und unten auf 1 mm zu beschränken. Bei derberen Keimlingen, z. B. solchen von *Lupinus albus*, wurde eine Strecke von 1 cm durch Auf- und Abstreichen gereizt.

Es kamen aber auch Fälle vor, wo eine feinere Einstellung notwendig wurde, so wenn die äußerste Koleoptilespitze bei Gramineen gereizt werden sollte. Hier half ich mir mit einem eigens dazu hergestellten Apparate. Die Kontaktreizung wurde hier mit einem Objektträger ausgeführt, der auf einer glatten Glasplatte hin- und herlief. Auf der Unterseite des Objektträgers war senkrecht zur Längsrichtung und dem einen Ende genähert eine schmale Glasleiste festgekittet, die als Führung diente und bei der Reizung an der scharfen Vorderkante der Glasplatte unter leichter Anpressung entlang geschoben wurde. Die über den Rand der Unterlage hinausreichende Kante des Objektträgers war zur Dämpfung der Reibung mit einem weißen Leinwandstreifen überzogen. Während des Experiments wurde der Keimling so an den Apparat herangestellt, daß die Objektträgerkante der zu untersuchenden Zone ganz leicht anlag. Die Glasplatte, die dem Objektträger als Unterlage diente, und die mit Klebwachs auf dem in vertikaler Richtung verstellbaren Tisch eines Stativs befestigt war, konnte dabei je nach der Höhe des Blumentopfs und des Keimlings in jede beliebige Lage gebracht werden.

Da die Dikotyledonenkeimlinge und die der Gramineen sich bei lokaler Reizung zum Teil recht verschieden verhielten, so sind die beiden Gruppen im folgenden gesondert behandelt worden. Wir beginnen zunächst mit den Dikotyledonen, die ihren Wachstumsverhältnissen entsprechend ein einheitlicheres Verhalten zeigten. Die Mehrzahl der Versuche erfolgte mit *Agrostemma* und *Vaccaria*, die sich in allen wesentlichen Punkten gleich verhielten.

Werden Keimlinge von *Agrostemma* in der Zone maximalen Wachstums, die identisch ist mit der Zone der maximalen Empfindlichkeit, lokal gereizt, dann beginnt die Krümmung nach derselben Zeit einzusetzen, wie wenn der ganze Keimstengel gerieben worden wäre. Und auch im weiteren Verlauf ist der Unterschied nicht sehr groß. Die Reaktion breitet sich nämlich über die gereizte Strecke hinaus fort und wandert an dem Stengel hinunter, mitunter sogar bis zur Basis, wenn die Keimlinge noch nicht zu sehr herangewachsen sind (2—3 cm). In der Tab. XVII ist der Ausfall von drei Versuchsserien wiedergegeben. Bei Serie I wurden die oberen 8 mm, bei Serie II die oberen 5 mm mit Kork gestrichen. Bei Serie III wurde eine Zone von 2 mm Breite, die ca. 6—8 mm von der Spitze entfernt lag, 20 mal mit dem Objektträger hin- und hergerieben. In der Tabelle geben die arabischen Ziffern die Zahl der Keimlinge wieder, bei denen die Reaktion im wesentlichen an die gereizte Zone gebunden bleibt, während römische Ziffern die Individuen bezeichnen, bei denen die Krümmung ganz oder fast ganz bis an die Basis herabreicht, also die ganze Wachstumszone ergreift. Und da die Versuchspflanzen etwa eine Länge von 2—4 cm hatten, so entspricht dies einer Leitung von 1—3 cm.

Tabelle XVII. *Agrostemma Githago.*

Serie	Streichzahl	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:							Es haben reagiert	Total gekrümmt
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′		
I	20	13	4	9	III, 9	V, 7	VII, 5	VII, 5	VII, 5	92 %	54 %
II	20	17	4	VI, 4	VII, 7	IX, 5	IX, 5	IX, 5	IX, 5	82 „	53 „
III	20 × 2	22	18	II, 19	III, 18	IV, 17	IV, 17	VI, 15	VIII, 13	95 „	36 „

Weniger einheitlich ist das Reaktionsbild, wenn die Basis lokal gereizt wird. Bloß bei einem ganz kleinen Teil entsteht die erste Krümmung da, wo man sie erwarten sollte, nämlich in der Per-

zeptionszone. Es bildet sich dann nahe der Basis ein leichter Knick, während der darüber gelegene Stengelteil zunächst gerade bleibt (*a* in Fig. 11). Dieser Knick wird aber sehr rasch dadurch ausgeglichen, daß die Krümmung sich spitzenwärts ausbreitet. Bei einer zweiten Partie (*c* in Fig. 11) erscheint nach einer gewissen Zeit der ganze Stengel sehr leicht diffus gekrümmt, so daß sich die Krümmung nicht genau lokalisieren läßt. Im weiteren Verlauf wird dann die Reaktion allenthalben verstärkt, und es erscheint ein Krümmungsmaximum nicht weit unterhalb der Spitze, das in üblicher Weise basalwärts wandert. Bei der Hauptmasse endlich spielt sich die Reaktion so ab, als ob die Spitze gereizt worden wäre, d. h. die Krümmung setzt an der Spitze ein und schreitet nach unten fort, also auf dem umgekehrten Wege, den die Reizleitung eingeschlagen hat (*b* in Fig. 11). So befremdend diese Verhältnisse auf den ersten Augenblick scheinen müssen, so läßt sich doch eine Erklärung dafür finden, wir müssen nur voraussetzen, daß die Reizleitungsgeschwindigkeit von Individuum zu Individuum verschieden ist. Wie aus dem Krümmungsverlauf hervorgeht, ist die Reaktionszeit für die einzelnen Zonen des Stengels nicht gleich groß. Reize ich nämlich den Keimling auf ganzer Länge, dann setzt, wie wir im ersten Abschnitt sahen, die Reaktion nicht gleichmäßig ein, sondern sie beginnt bei den meisten Keimlingen an der Spitze, und je tiefer eine Zone liegt, desto länger dauert es, bis sie an der Reaktion teilnimmt oder, wie wir auch sagen können, desto länger ist ihre Reaktionszeit, und der höchste Wert kommt der Basis zu. Nehmen wir nun an, daß ein Keimling sich durch ein sehr hohes Reaktionsvermögen auszeichne, dann wird die Reizleitungszeit bis zur Spitze + Reaktionszeit der Spitze kleiner sein als die Reaktionszeit der Basis, d. h. die Krümmung muß an der Spitze beginnen. Ist dagegen das Leitungsvermögen nur gering, dann werden die beiden Werte addiert eine Summe von Zeit liefern, die größer ist als die Reaktionszeit der Basis, und in dem Falle muß die Krümmung unten zuerst erscheinen. Und es ist nun leicht, sich die Bedingungen auszudenken, unter denen der ganze Stengel gleichzeitig in Reaktion tritt, unter denen also der zweite der genannten Fälle verwirklicht wird. Dies wird

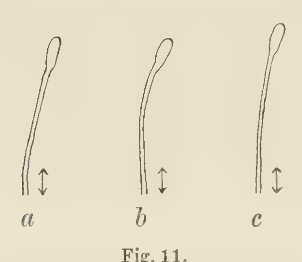


Fig. 11.
Agrostemma-Keimlinge, lokal gereizt (Pfeil!).

nämlich dann eintreten, wenn die Leitungszeit bis zu einem gewissen Punkt des Stengels + der Reaktionszeit an diesem Punkt für alle Zonen des Keimlings eine gleiche konstante Summe ergeben. Natürlich finden zwischen den hier unterschiedenen Typen alle denkbaren Übergänge statt.

Die Versuche mit basaler Reizung wurden bei *Agrostemma*-Keimlingen in der verschiedensten Weise variiert und führten in den wesentlichen Punkten immer zu demselben Ergebnis. Ist das Material noch ziemlich jung (2—3 cm), dann ist die Zahl der auftretenden Reaktionen im Durchschnitt nur wenig geringer als bei Spitzenreizung, jedoch erscheinen zahlreiche Reaktionen ziemlich spät, oft erst innerhalb der zweiten Stunde, eine Erscheinung, die offenbar damit zusammenhängt, daß sich zwischen Reizung und Reaktion erst noch Leitungsprozesse einschalten. Wählt man zu den Versuchen älteres Material, dann geht die Zahl der Krümmungen zurück, und außerdem tritt dann sehr häufig der Fall ein, daß die Perzeptionszone überhaupt nicht mehr an der Reaktion teilnimmt, weil die Basis ganz oder nahezu ganz ausgewachsen ist. Daraus ist zu ersehen, daß unter diesen Umständen der Reiz trotz mangelnden Reaktionsvermögens noch perzipiert werden kann. Ginge aber unserem Objekt die Fähigkeit, den Reiz weiterzuleiten, ab, dann wäre diese Tatsache vollständig verborgen geblieben. Man kann sich daher nie genug davor hüten, aus dem Ausbleiben einer Reaktion auf mangelnde Perzeption zu schließen. Leider fehlt uns aber bis jetzt immer noch ein Mittel, die Aufnahme des Reizes in irgendwelcher anderer Weise, also z. B. durch chemische Änderungen im Zellinnern nachzuweisen.

In Tab. XVIII ist eine Auswahl der Versuche wiedergegeben. Hierbei bedeuten wie oben römische Ziffern die totalen Krümmungen, arabische Ziffern besagen, daß die Reaktion etwa in der Perzeptionszone liegt (Basis), arabische Ziffern mit Strich dagegen, daß an der Krümmung bloß die Spitzenregion teilnimmt. Natürlich gehen solche partiellen Krümmungen im Verlaufe des Versuchs häufig in totale über; das ist aus der Tabelle mit Leichtigkeit zu erkennen. Nebenher angestellte blinde Kontrollversuche ergeben, daß Nutationen das allgemeine Verhalten nur in sehr geringem Maße zu beeinflussen vermögen. Ganz ausschalten lassen sie sich ja nie.

Tabelle XVIII. *Agrostemma*

Reizmittel	Streich-zahl	Länge der gereizten Zone	Länge der Keimlinge	Zahl der Individuen	
					20′
Korkstäbchen . .	50	ca. 5 mm	2—3 cm	42	I, 11′
Pinsel	50	"	2—3 "	12	0
Glasstab . . .	40	"	3—4 "	17	2′
Korkstäbchen . .	50	"	3—5 "	21	5′

Weiter als 3—4 cm lassen sich die Reizleitungen bei *Agrostemma* nicht treiben. Will man solche erhalten, dann muß man sich einem größeren Objekt zuwenden. Ich erhielt schöne Resultate mit *Helianthus annuus*. Bei einer Versuchsserie wurden 32 Keimlinge, die eine Länge von 3—7 cm besaßen, an der Basis (1 cm) 50 mal gestrichen. Im Verlaufe von 3 Stunden halten sich 13 nahezu auf ganzer Länge, 10 in der Spitzenregion gekrümmt. Fig. 12 stellt einen solchen Keimling, der 7 cm hoch war, dar. Serien mit noch längeren *Helianthus*-Keimlingen fielen zweifelhaft aus; zwar erscheinen immer noch einige Krümmungen, da aber *Helianthus* sehr stark — und zwar nach allen Richtungen — nutiert, so ergab sich kein genügender Unterschied zu den Kontrollversuchen. Dagegen gelang es mir, bei *Ricinus communis* basipetale Reizleitungen zu erhalten, die 5—10 cm betrugen. Die Keimlinge sind noch sehr reaktionsfähig, wenn sie 20 cm hoch sind, und sie sind dabei meistens sehr schön gerade. Einen ziemlich extremen Fall stellt Fig. 13 dar. Der Keimling wurde unmittelbar unter den Kotyledonen 50 mal gerieben und zeigte nach einer Stunde das in der Zeichnung wiedergegebene Verhalten.

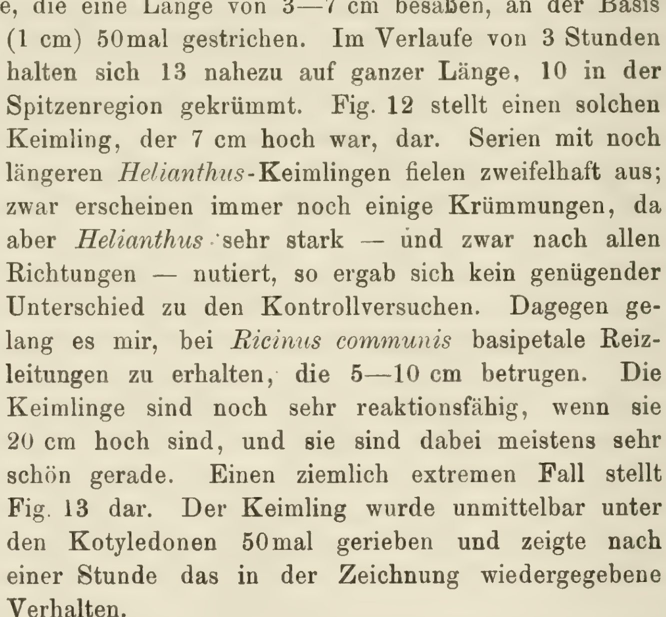


Fig. 12. *Helianthus*-Keimling, lokal gereizt (Pfeil!).

Es würde zu weit führen, alle mit anderen Keimlingen angestellten Versuche hier im einzelnen zu schildern. Einige Experimente sind im Anhang beigefügt. Basipetale Fortpflanzung des Kontaktreizes wurde noch beobachtet bei *Beta vulgaris*, *Linum usitatissimum*, *Lupinus albus*, *Phaseolus multiflorus* und *Vaccaria parviflora*, akropetale bei *Lupinus albus* und *Vaccaria parviflora*.

Githago. Tabelle XVIII.

Es haben reagiert nach:					Insgesamt reagiert
40′	60′	80′	100′	120′	
III, 2, 14′	XI, 1, 13′	XV, 11′	XVIII, 2, 13′	XX, 2, 13′	83 %
1′	4′	II, 6′	III, 6′	V, 5	83 „
I, 5′	IV, 5′	V, 6′	VIII, 3′	XI, 1′	71 „
6′	I, 8′	II, 10′	IV, 8	VI, 7′	62 „

Nur bei einem Objekte müssen wir hier noch einen Augenblick verweilen. Es ist dies *Brassica Napus*, eine Pflanze, die trotz ihrer hohen Sensibilität durch sehr geringes Reizleitungsvermögen auffällt. Wird der Stengel an einer beliebigen Stelle lokal gereizt, dann entsteht hier mitunter ein ziemlich auffallender Knick, während das darunter oder darüber gelegene Stück meist gerade bleibt. In Fig. 14 sind zwei solche Keimlinge wiedergegeben: Der Keimling *a* wurde an der Spitze, Keimling *b* an der Basis lokal gereizt, und bei beiden ist die Reaktion in kaum merkbarer Weise über die Perzeptionszone fortgeschritten.

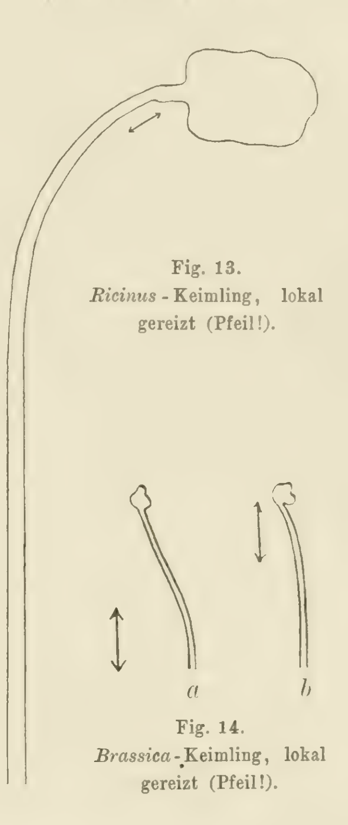


Fig. 13. *Ricinus*-Keimling, lokal gereizt (Pfeil!).

Fig. 14. *Brassica*-Keimling, lokal gereizt (Pfeil!).

Kap. V.

Lokalisierte Reizung bei Gramineen-Keimlingen.

Versuche mit lokalisierter Reizung hat schon Wilschke vorgenommen; er experimentierte mit *Avena sativa*, *Phalaris canariensis*, *Panicum miliaceum*, *Lolium perenne* und *Phleum pratense*. Er gelangte dabei zu folgenden Ergebnissen (59): Wird bei den

genannten Keimlingen eine Spitzenzone von 3—4 mm 1—50mal gerieben, so tritt keine Reaktion ein. Dreimal wurde ein kleines Stück tiefer eine Krümmung beobachtet, was Wilschke darauf zurückführt, daß vielleicht beim Streichen die Zone nicht ganz eingehalten wurde. Reizt man dagegen 3—4 mm der maximalen Wachstumszone, dann treten schon nach geringer Streichzahl bei der Mehrzahl der Objekte schöne Reaktionen auf; eine Ausnahme macht nur *Panicum*. Die Krümmung bleibt im wesentlichen auf die Kontaktzone beschränkt. Bei *Avena* findet ein merklicher Abfall der Empfindlichkeit nach der Koleoptilenbasis zu statt. Streicht man schließlich eine entsprechend lange Zone des Hypokotyls, dann bedarf es bei *Avena*, *Phalaris*, *Lolium* und *Phleum* schon einer beträchtlichen Reizintensität — 20—30maliges Streichen —, um Krümmungen zu erhalten, während *Panicum* hier äußerst sensibel ist und nur 5mal gerieben werden braucht.

Meine eigenen Befunde stimmen in den wesentlichen Punkten mit denen von Wilschke überein. Wo sich Unterschiede ergaben, da wird im folgenden darauf hingewiesen werden.

Schon aus den Angaben von Wilschke läßt sich erkennen, daß man hinsichtlich der Reaktionsweise zwei Typen unterscheiden kann, den *Avena*-Typus und den *Panicum*-Typus.

Der *Avena*-Typus ist dadurch charakterisiert, daß die Koleoptile sich durch eine sehr hohe Kontaktempfindlichkeit auszeichnet, während das Hypokotyl, falls ein solches überhaupt gebildet wird, nur wenig sensibel oder, sagen wir vorsichtiger, minder reaktionsfähig ist. Beim *Panicum*-Typus liegen die Verhältnisse umgekehrt. Indessen verwischen sich die Grenzen, wenn man eine größere Reihe von Gattungen in den Kreis der Betrachtung zieht. Wenden wir uns nun zunächst dem *Avena*-Typus zu. In Tab. XIX sind drei Versuchsserien mit *Avena sativa* wiedergegeben. Bei der ersten wurde der Keimling total gestrichen, bei der zweiten die Koleoptile total und bei der dritten das Hypokotyl total. Wie man sieht, fallen Versuch I und II ganz ähnlich aus, während bei Versuch III viel weniger Krümmungen auftreten. Wir können dieses Verhalten so interpretieren, daß die Koleoptile eine größere Sensibilität besitzt als das Hypokotyl. Allerdings sind die Werte nicht ganz vergleichbar, weil die gereizten Zonen eine verschiedene Länge besitzen. Deshalb wurde in einer weiteren Versuchsfolge allenthalben die Länge der gereizten Zone gleich gewählt, möglichst genau 4 mm. Ferner wurden drei verschiedene Regionen

der Koleoptile gerieben, 4 mm der Spitze, 4 mm der maximalen Wachstumsregion (ca. 8—12 mm unterhalb der Spitze) und 4 mm unmittelbar an der Koleoptilenbasis. Die Ergebnisse dieser Versuche, die mit Keimlingen von etwa 3—4 cm Länge angestellt wurden, sind in Tab. XX niedergelegt. Wir gelangen danach zu folgenden Schlüssen: Die Kontaktempfindlichkeit ist am geringsten an der Spitze; sie nimmt dann sehr rasch zu bis zur maximalen Wachstumsregion und bleibt dann etwa bis zur Koleoptilenbasis auf derselben Höhe. Bei manchen Experimenten, z. B. denen, die in der vorläufigen Mitteilung (50, Tab. V) angeführt wurden, findet sogar ein leichter Anstieg nach der Basis statt. Das liegt wohl daran, daß dort mit etwas jüngerem Material gearbeitet wurde. Das Hypokotyl endlich verfügt wieder über eine geringere Sensibilität.

Tabelle XIX. *Avena sativa* (Streichzahl 20).

Gereizte Region	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Zahl der Reaktionen
		20′	40′	60′	80′	100′	
Keimling, total .	33	30	33	33	33	33	100 %
Koleoptile „ .	32	18	27	29	29	29	91 „
Hypokotyl „ .	27	2	9	14	16	17	63 „

Tabelle XX. *Avena sativa* (Streichzahl 20).

Gereizte Region (4 mm)	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Zahl der Reaktionen
		20′	40′	60′	80′	100′	
Spitze d. Koleoptile	33	0	4	5	5	5	15 %
1 cm von der Spitze	54	11	28	31	32	32	59 „
Basis d. Koleoptile	39	10	18	22	22	22	56 „
Spitze d. Hypokotyls	31	7	10	13	13	13	42 „

Wie man sieht, decken sich die Resultate nicht ganz mit denen von Wilschke. Auch die Koleoptilenspitze erwies sich — wenn auch in geringem Maße — als kontaktempfindlich. Ich habe die Versuche mehrfach wiederholt und erhielt stets dieselben Ergebnisse, auch dann, wenn die Reizung ganz streng lokalisiert wurde. Allerdings sind die Krümmungen sehr geringfügig und beschränken sich mitunter lediglich auf Deformationen des Vegetationspunktes. Manchmal aber breitet sich der Reiz ein wenig

basalwärts aus, die Krümmung erreicht die maximale Wachstumszone, und es kommt zu stärkeren Ausschlägen. Ich möchte fast annehmen, daß sich auch die Reaktionen, die Wilschke bei Spitzenreizung erhielt, so erklären lassen. Engt man die Reizzone noch mehr ein, etwa so, daß nur die zwei obersten Millimeter der Koleoptile gerieben werden, dann werden die Krümmungen noch unauffälliger und vereinzelter.

Ein weiterer kleinerer Unterschied gegenüber Wilschke ist der, daß die haptotropische Empfindlichkeit im unteren Teil der Koleoptile ziemlich gleichmäßig verteilt zu sein scheint. Vielleicht erklären sich diese Gegensätze durch das Altersstadium, in dem gereizt wurde, vielleicht aber auch dadurch, daß die Handelssorte nicht dieselbe war. Ich möchte gerade zu den Experimenten mit Hafer bemerken, daß die verschiedenen Versuchsserien, wenn die Behandlung nicht ganz gleich war, oft recht abweichend ausfielen; die Stärke der Reaktion, die Reaktionszeit, die Leitungsfähigkeit usw. schwankten innerhalb sehr weiter Grenzen; aber es kommt ja bloß auf die relativen und nicht auf die absoluten Werte an.

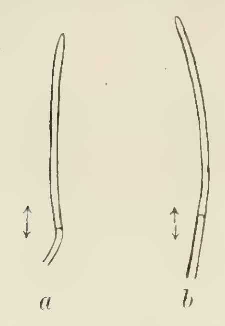


Fig. 15. *Avena*-Keimlinge, Hypokotylspitze lokal gereizt; *a* = keine Leitung, *b* = starke Leitung und Krümmung an der Basis ausgeglichen.

Es müssen hier noch einige Worte über den Reaktionsverlauf angeschlossen werden. Wie die Krümmung sich bei Spitzenreizung gestaltet, wurde schon erwähnt. Streicht man die maximale Wachstumszone oder die Basis der Koleoptile, dann breitet sich der Reiz meistens nur sehr wenig über die Perzeptionsstelle aus, und dies gilt in verstärktem Maße für die lokalisierte Reizung des Hypokotyls. Fig. 15*a* stellt einen Haferkeimling dar, bei dem die durch den Pfeil bezeichnete Zone 50mal gestrichen wurde. Die Reaktion pflanzte sich nicht in die Koleoptile fort, und nach drei Stunden zeigte der Keimling das wiedergegebene Bild. Aber der Vorgang kann sich auch anders gestalten. Ein solches Beispiel zeigt Fig. 15*b*, das einer Serie, die sich durch eine auffallende Reizleitungsfähigkeit auszeichnete, entnommen ist. Das Bild erinnert durchaus an den Typus von *Agrostemma*, aber es ist anders zustande gekommen. Es sieht nach der Zeichnung so aus, als ob das Hypokotyl gar nicht an der Reaktion beteiligt gewesen wäre.

Das liegt daran, daß sich die Krümmung der Basis nach 2 Stunden wieder ausgeglichen hatte, während anfänglich der ganze Keimling daran teilnahm. Die auffällige Erscheinung, der wir bei manchen Dikotyledonenkeimlingen begegnet sind, daß nämlich bei basaler Reizung die Spitze zuerst oder überhaupt bloß die Spitze reagiert, scheint bei den Gramineen nicht vorzukommen, und das stimmt ganz gut mit der dort aufgestellten Hypothese. Während nämlich bei den Dikotylen die Reaktionsfähigkeit von der Spitze nach der Basis rasch abnimmt, trifft dies, wie wir gesehen haben, bei *Avena* und auch bei den anderen Vertretern des *Avena*-Typus nicht zu. Wandert die Erregung daher das kurze Stück von der Hypokotylspitze nach der Koleoptilenbasis, dann stößt sie schon hier auf eine Region hoher Sensibilität, und deshalb schreitet die Krümmung, falls sie überhaupt über die Perzeptionszone hinausgreift, gewöhnlich akropetal fort und klingt oft schon aus, nachdem sie die untere Hälfte der Koleoptile umfaßt hat. Der Keimling in Fig. 15*b* stellt daher nur einen extremen Fall dar.

Manchmal ist der Krümmungsbogen im Hypokotyl selbst sehr unbedeutend, da aber die ganze darüberstehende Koleoptile passiv übergeneigt wird, so wird der geringe Ausschlag wie durch einen Zeiger vergrößert.

An den *Avena*-Typus lassen sich *Triticum vulgare*, *Hordeum vulgare* und *Secale cereale* anschließen. Zwar entwickeln sie, wie dies ja auch sehr häufig bei *Avena sativa* der Fall ist, über der Erde kein Hypokotyl, aber die hohe Sensibilität der Koleoptile und die Art, wie diese Sensibilität verteilt ist, rückt sie doch dem Hafer am nächsten. Darüber gibt Tab. XXI Aufschluß, die sich zwar in den absoluten Prozentwerten von der entsprechenden Tabelle (V) in der vorläufigen Mitteilung etwas entfernt, aber in allen wesentlichen Punkten genügend übereinstimmt. Die neue Tabelle ist auf Grund eines größeren Materials aufgestellt.

Tabelle XXI (Streichzahl 20).

Versuchspflanze	Es haben insgesamt reagiert:				Gesamtzahl der untersuchten Individuen
	Koleoptile total	Spitze der Koleoptile (4 mm)	1 cm von der Spitze (4 mm)	Basis der Koleoptile (4 mm)	
Avena sativa . . .	91 %	15 %	59 %	56 %	158
Triticum vulgare . .	94 „	16 „	70 „	89 „	107
Secale cereale . .	83 „	28 „	81 „	73 „	130
Hordeum vulgare . .	76 „	33 „	48 „	65 „	250

Die Keimlinge besaßen eine Höhe von ca. 3 cm. Wie man erkennt, ist bei allen vier Arten die Koleoptilenspitze ziemlich unempfindlich. Im besten Fall *(Hordeum)* reagiert ein Drittel aller Keimlinge. Basalwärts nimmt dann die Sensibilität sehr rasch zu, und sie erreicht bei *Triticum* und *Hordeum* erst an der Basis ihren höchsten Wert. Bei *Triticum* ist die Zahl der auftretenden Krümmungen fast dieselbe, wenn die Koleoptile total oder wenn nur die vier untersten Millimeter gerieben werden.

Um eine Vorstellung von den Reizleitungsvorgängen bei lokalem Streichen zu geben, sind in Tab. XXII die Versuche mit *Hordeum* noch einmal in anderer Form wiedergegeben. Es bedeutet arabische Ziffer: Krümmung etwa in der Perzeptionszone, römische Ziffer: Krümmung die Perzeptionszone wesentlich überschreitend (nach oben, unten oder in beiden Richtungen).

Tabelle XXII. *Hordeum vulgare* (Streichzahl 20).

Gereizte Zone	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:							Es haben reagiert	Reiz geleitet bei
		20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′		
Koleoptile, total	42	15	25	29	32	32	32	32	76 %	—
„ , Spitze	63	I, 4	I, 7	V, 10	VI, 11	VII, 12	VIII, 12	IX, 12	33 „	14 %
„ , 1 cm v. d. Spitze	48	2	5	I, 13	II, 16	VI, 13	IX, 13	XI, 13	50 „	23 „
„ , Basis	72	4	10	III, 18	III, 27	XI, 26	XX, 25	XXII, 25	65 „	31 „

Wie man erkennt, wird der Reiz, gleichgültig auf welche Region der Koleoptile er beschränkt wird, stets von einem Teil der Keimlinge weiter geleitet, und zwar stimmen alle drei Versuchsreihen darin überein, daß etwa bei der Hälfte der überhaupt reagierenden Individuen die Krümmung über die Perzeptionszone hinausgreift. Eine Bevorzugung basipetaler Leitungsprozesse findet also nicht statt, die Tatsachen sprechen eher für das umgekehrte Verhalten. Fig. 16 stellt 2 *Hordeum*-Keimlinge dar, die beide lokal gereizt wurden, der eine oben, der andere an der Basis. Bei beiden wurde der Reiz über die ganze Koleoptile geleitet, bei Keimling *a* aber hat sich die Spitze schon wieder aufgerichtet, als die Krümmung die Basis erreichte.

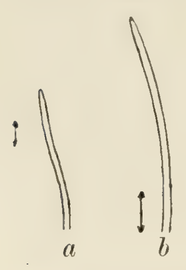


Fig. 16. *Hordeum*-Keimlinge, lokal gereizt (Pfeil!); bei beiden Reizleitung.

Ähnlich wie *Hordeum* verhalten sich auch *Triticum* und *Secale*. Ich will auf diese Versuche nicht näher eingehen und bemerke nur noch, daß ich die Reizleitungsprozesse bei Gramineen erst nach Veröffentlichung meiner vorläufigen Mitteilung eingehender studiert habe, und daß die dort ausgesprochene Behauptung, die Fortpflanzung der Reizung spiele nur eine untergeordnete Rolle, doch nicht ganz zutrifft.

Wenden wir uns nun dem *Panicum*-Typus zu. Das Verhalten von *Panicum miliaceum* selbst ist in Tab. XXIII wiedergegeben. Reizt man die Koleoptile total, dann treten nur sehr spärliche, schwache Reaktionen auf, die meist an der Spitze des Hypokotyls erscheinen. Greift ja doch auch bei totaler Reizung des Keimlings die Krümmung nur selten auf die Koleoptile über. Wird das ganze Hypokotyl gereizt, dann reagieren gerade so viel Keimpflanzen, wie wenn total gestrichen worden wäre, und dasselbe ist auch dann noch der Fall, wenn der Kontaktreiz auf eine 2—3 mm lange Zone der Hypokotylspitze beschränkt wird; und da nun, wie aus den beigefügten Versuchen mit älterem Keimlingsmaterial hervorgeht, die Zahl der Reaktionen sehr rasch abnimmt, wenn man tiefer gelegene Regionen reibt, so kann man mit Recht folgern, daß die größte Empfindlichkeit in der Spitze des Hypokotyls vorhanden ist.

Tabelle XXIII. *Panicum miliaceum* (Streichzahl 50).

Art der Reizung	Es haben reagiert nach:						Zahl der Individuen
	20′	40′	60′	80′	100′	120′	
a) Keimling 1,5—2 cm.							
Keimling, total .	61 %	93 %	93 %	93 %	93 %	93 %	28
Koleoptile, „ .	5 „	5 „	8 „	8 „	10 „	12 „	60
Hypokotyl, „ .	76 „	90 „	90 „	90 „	90 „	90 „	29
„ , Spitze	63 „	83 „	88 „	92 „	92 „	92 „	24
„ , Basis .	0 „	4 „	8 „	12 „	12 „	12 „	26
b) Keimling 2,5—3 cm.							
Hypokotyl, Spitze	60 %	87 %	87 %	87 %	87 %	87 %	15
„ , Mitte .	16 „	44 „	63 „	69 „	69 „	69 „	11
„ , Basis .	0 „	8 „	8 „	8 „	8 „	8 „	12
c) Keimling 3—4 cm.							
Hypokotyl, Spitze	69 %	81 %	88 %	88 %	88 %	88 %	16
„ , Basis .	0 „	0 „	0 „	0 „	0 „	0 „	6

Hier bleibt die Reaktionsfähigkeit sehr lange erhalten; Versuche mit 1,5—4 cm langen Keimlingen fallen ganz gleich aus. Dagegen erlischt das Krümmungsvermögen in der Basis sehr rasch. Ob das auch von der Sensibilität gilt, ist schwer zu entscheiden, da Reizleitungsvorgänge in akropetaler Richtung wenigstens nur selten auftreten. Basipetale Leitung von der Hypokotylspitze ½ cm abwärts wurde häufiger beobachtet, und auch bei der lokalen Reizung der Koleoptile sind wir ja solchen Fällen begegnet.

An den *Panicum*-Typus lassen sich wiederum einige andere Gramineen anfügen. Hierüber gibt Tab. XXIV Auskunft. Auch hier liegen, wie bei Tab. XXI, kleinere Unterschiede vor zu der entsprechenden Zusammenstellung in der vorläufigen Mitteilung, doch sind die Werte hier sicherer, weil sie sich auf ein größeres Material stützen. Im allgemeinen kann betont werden, daß die Gegensätze zum *Avena*-Typus durch die neueren Versuche in noch stärkerem Maße hervorgetreten sind. Das gilt vor allem von den Arten, die sich ursprünglich nicht ganz in das Schema fügten, *Sorghum* und *Zea*.

Bei *Setaria* ist das Verhalten noch extremer wie bei *Panicum*. Die Reizung der Koleoptile führte nie zu haptotropischen Krümmungen. Sie muß entweder vollständig unempfindlich sein, oder aber es geht ihr das Vermögen ab, den Reiz in das äußerst reaktionsfähige Hypokotyl weiterzuleiten. Anders liegen die Verhältnisse bei den drei übrigen Arten. Hier ist die Sensibilität der Koleoptile wesentlich größer als bei *Panicum*, und sie erreicht das Maximum bei *Zea*, wo 28 % reagieren. Lehrreich ist ein Vergleich der Zahlen, die angeben, wieviel Prozent bei totaler Reizung des Hypokotyls und wieviel bei lokaler Spitzenreizung sich krümmen.

Tabelle XXIV
(Streichzahl bei *Panicum*, *Setaria* und *Phalaris* 50, sonst 20).

Versuchspflanze	Es haben insgesamt reagiert:					Zahl der Individuen
	Keimling total	Koleoptile total	Hypokotyl total	Spitze des Hypokotyls	Basis des Hypokotyls	
Panicum miliaceum . .	93 %	12 %	90 %	92 %	26 %	167
Setaria italica	100 „	0 „	86 „	61 „	0 „	97
Phalaris canariensis . .	100 „	22 „	88 „	81 „		94
Sorghum vulgare . . .	100 „	22 „	96 „	96 „	24 „	171
Zea Mays	93 „	28 „	73 „	78 „		71

Die Werte sind nahezu identisch, d. h. die obersten 2 – 3 mm sind für den Ausfall der Reaktionen maßgebend. Basalwärts dagegen nimmt die Empfindlichkeit bei den Arten, die daraufhin untersucht wurden, ab.

Es wäre nur noch einiges zu sagen über die Art und Weise, wie die Krümmungen erfolgen. Bei der totalen Reizung des Hypokotyls gestaltet sich der Reaktionsvorgang genau so, wie wenn der ganze Keimling gestrichen worden wäre, mit Ausnahme von *Phalaris* und *Zea*. Hier nimmt nämlich bei der Reizung von Hypokotyl + Koleoptile auch die letztere in merkbarer Weise an der Reaktion teil, während sie bei *Panicum*, *Setaria* und *Sorghum* gewöhnlich gerade bleibt oder sich nur andeutungsweise krümmt. Solche angedeuteten Deformationen sind es auch, die bei totaler Reizung der Koleoptile auftreten und die häufig dadurch wesentlich merkbarer werden, daß sie sich auch in das Hypokotyl fortsetzen und dort zu größeren Ausschlägen führen. Mitunter gelangen die Reaktionen überhaupt bloß im Hypokotyl zum Ausdruck. Im Hypokotyl selbst wurden bei *Sorghum*, sowohl wenn die Basis als auch wenn die Spitze gereizt wurde, Leitungsvorgänge beobachtet, die zur Folge hatten, daß nach einiger Zeit das ganze Hypokotyl gekrümmt erschien (vgl. Anh. Tab. LXVIII).

Besondere Aufmerksamkeit wurde diesen Reizleitungsvorgängen bei *Zea Mays* zugewandt, und zwar arbeitete ich hier mit der Methode der Reizung alternierender Flanken. Durch Vorversuche war festgestellt worden, daß sowohl bei Reizung des Hypokotyls, besonders aber bei einer solchen der Koleoptile, eine Leitung über die Grenze von Hypokotyl und Koleoptile stattfindet. Das ist aus den beiden obersten Rubriken der Tab. XXV zu ersehen. Mitunter tritt sogar beim Streichen der Koleoptile die Reaktion bloß im Hypokotyl zutage. Es war nun die Frage zu beantworten: wie gestalten sich die Vorgänge, wenn zugeleitete und direkte Reizung miteinander interferieren. Darüber geben die Versuche in den beiden letzten Rubriken Auskunft. Bei dem ersten Versuch wurden Hypokotyl und Koleoptile gleich oft, aber gegensinnig gereizt. Es zeigte sich, daß die Reizung der Koleoptile die Reaktionen im Hypokotyl nicht zu dämpfen vermag. Es treten ebensoviele Krümmungen ein, wie wenn bloß das Hypokotyl einseitig gestrichen wird. Dagegen werden die Reaktionen, die in der Koleoptile, falls keine Leitung vom Hypokotyl aus stattfände, zu erwarten wären, nicht bloß zum größten Teil unterdrückt, sondern es finden sogar drei

entgegengesetzte Krümmungen statt, die der Reizung des Hypokotyls entsprechen. Bei diesen Individuen trägt also die zugeleitete Reizung in der Koleoptile den Sieg über die direkte davon. Dies führt uns zu dem Schluß, daß der verschiedene Reizerfolg, der bei lokaler Reizung der Koleoptile und des Hypokotyls zutage tritt, nicht bloß auf der geringeren Reaktionsfähigkeit, sondern auch auf der geringeren Sensibilität der Koleoptile beruht. Allerdings bestehen in dieser Hinsicht noch einige ungelöste Schwierigkeiten. Man sollte nämlich vermuten, daß in der Versuchsserie der zweiten Rubrik — bloß das Hypokotyl total gereizt — bei mehr Individuen die Krümmung auf die Koleoptile übergreift, und daß der Reizerfolg in der Koleoptile größer ist, als wenn man diese mit derselben Streichzahl reizt, wie dies im Experiment der ersten Rubrik getan wurde.

Tabelle XXV. *Zea Mays.*

Art der Reizung	Zahl der Individuen	Erfolg nach 2 Stunden
Koleoptile total, 20 mal.	37	6 Individuen: Koleoptile gekrümmt. 4 „ : Hypokotyl „ 1 Individuum: total „
Hypokotyl total, 20 mal.	37	23 Individuen: Hypokotyl gekrümmt. 2 „ : Koleoptile „ 3 „ : total „
Hypokotyl: 20 mal, Koleoptile: an der entgegengesetzten Seite ebenfalls 20 mal.	34	21 Individuen: Hypokotyl gekrümmt } im Sinne der Hypokotylreizung. 3 „ : total „ } 1 Individuum: Koleoptile „ i. S. d. Koleoptilereizung. 2 Individuen: S-förmig „ , entsprechend der gegensinnigen Reizung.
Hypokotyl: 10 mal, Koleoptile: an der entgegengesetzten Seite 50 mal.	31	13 Individuen: Hypokotyl gekrümmt } im Sinne der Hypokotylreizung. 1 Individuum: total „ } 5 Individuen: Koleoptile „ i. S. d. Koleoptilereizung. 2 „ : S-förmig „ , entsprechend der gegensinnigen Reizung.

Ändert man das Verhältnis der Streichzahlen derart, daß die Reizung der Koleoptile verstärkt wird, dann treten die zu erwartenden Verschiebungen ein. Darüber gibt Rubrik IV Auskunft. Hier wurde das Hypokotyl 10 mal, die Koleoptile auf der gegenüber-

liegenden Flanke 50mal gestrichen. Nun sinkt die Zahl der Reaktionen, die im Sinne der Reizung des Hypokotyls verlaufen, fast auf die Hälfte herunter, und nur eine vermag noch in die Region der Koleoptile hinüberzugreifen; dagegen nehmen die der Reizung der Koleoptile entsprechenden Reaktionen zu, bleiben aber auch hier streng auf die Koleoptile beschränkt und sind nicht so zahlreich, wie wenn bloß die Koleoptile ohne Gegenreizung des Hypokotyls 20mal gestrichen wurde. Es tritt also auch hier noch, obwohl die Koleoptile 5mal so oft gestrichen wurde, eine Dämpfung ein, die sich in doppelter Weise kundgibt: einmal durch ein Minus an Reaktionen und zweitens durch deren Beschränkung auf die Perzeptionszone (s. Fig. 17), während sonst bei Reizung der Koleoptile in ca. 50 % der Fälle die Krümmung in das Hypokotyl hinübergriff.

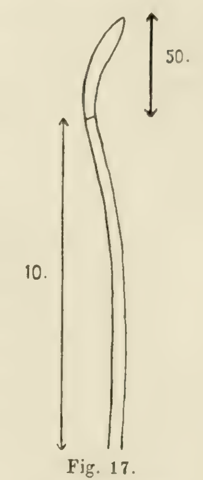


Fig. 17.
Zea-Keimling.
Hypokotyl und Koleoptile gegensinnig gereizt (10 : 50).

Eine weitere Ausarbeitung derartiger Versuche wäre vielleicht geeignet, festere Anhaltspunkte für die Verteilung der Kontaktempfindlichkeit zu liefern.

Kap. VI. Reizung mit Gelatinestäbchen und Wasserstrahl.

Schon van der Wolk berichtet, daß die Keimlinge von *Avena* Krümmungen auch dann ausführen, wenn sie mit Gelatinestäbchen gereizt werden. Ich habe diese Versuche nachgemacht und gelangte zu demselben Ergebnis. Um zu erkennen, ob es sich hier um eine vereinzelte Ausnahme gegenüber unseren bisherigen Erfahrungen über Kontaktreizbarkeit handle, wurden noch eine Reihe von anderen Arten derselben Prüfung unterzogen, und überall erhielt ich deutliche Krümmungen.

Anfänglich stellte ich die Experimente mit ungeklärter Gelatine an. Um aber dem Einwande zu entgehen, die Gelatine könne irgendwelche, wenn auch verschwindend kleine, feste Partikelchen enthalten haben, wurde sie im weiteren Verfolg sorgfältig mit Eiweiß geklärt. Außerdem wurde der mit der Gelatine überzogene Glasstab etwa jede halbe Minute in Wasser getaucht, so daß er stets reichlich benetzt blieb, und zu jeder Serie wurde ein frischer, neu hergestellter Stab verwendet. Zu allem Überflusse überzeugte

ich mich immer von Zeit zu Zeit davon, daß Ranken von *Passiflora coerulea*, die mir als Kontrollobjekte dienten, keine Krümmungen gaben. Und trotzdem wurde bei den Keimlingen stets eine Wirkung erzielt. Allerdings waren die Reaktionen viel schwächer als bei einer entsprechenden Reizung mit dem Korkstäbchen. Die Reizschwelle liegt wesentlich höher, und deshalb reagiert immer nur ein kleinerer Prozentsatz. Zu einer Horizontalstellung der Spitze oder gar zu einem bogenförmigen Überhängen kommt es nie. In dieser Hinsicht zeigten alle untersuchten Arten ein gleichmäßiges Verhalten. Ich gebe hier nur einige Daten wieder und verweise im übrigen auf die Tabellen des Anhangs. Zum Vergleich sind immer die entsprechenden Serien mit Korkstäbchenreizung beigefügt.

Tabelle XXVI. Reizung mit Gelatinestäbchen.

Versuchspflanze	Reizmittel	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach Minuten:					Dasselbe in %				
				20′	40′	60′	80′	100′	20′	40′	60′	80′	100′
Agrostemma Githago	Gelatine	1	31	1	3	6	15	16	3	10	19	48	52
„ „	Kork	1	40	10	24	28	28	28	25	60	70	70	70
Brassica Napus . .	Gelatine	5	16	1	2	4	4	5	6	13	25	25	31
„ „ . .	Kork	5	22	20	21	21	21	21	91	95	95	95	95
Papaver somniferum	Gelatine	10	28	0	4	5	6	6	0	14	18	21	21
„ „	Kork	10	38	22	31	32	32	32	58	82	84	84	84
Hordeum vulgare .	Gelatine	20	11	0	2	4	5	6	0	18	36	45	54
„ „ .	Kork	20	24	4	11	13	16	16	17	46	54	67	67
Vicia Faba . . .	Gelatine	50	16	0	1	3	4	5	0	6	19	25	31
„ „ . . .	Kork	50	14	3	11	12	13	13	21	79	86	93	93

Die wenigen Beispiele genügen vollständig, um die Unterschiede in dem Wirkungsgrad der beiden Reizarten erkennen zu lassen. Nicht nur tritt, wie aus der letzten Vertikalspalte zu erkennen ist, bei Gelatinereizung stets ein geringerer Prozentsatz in die Reaktion ein, sondern gleichzeitig erscheint auch durchweg die Reaktionszeit verlängert. So ist bei *Papaver somniferum, Hordeum vulgare* und *Vicia Faba* nach 20 Minuten überhaupt noch keine Krümmung aufgetreten. Aber es verdient Beachtung, daß bei *Agrostemma* sogar einmaliges Streichen mit Gelatine als überschwelliger Reiz wirkt, und daß selbst ein so derb gebautes Objekt wie *Vicia Faba* noch eine Reaktion ausführt. Außer bei den in

der Tabelle angeführten Arten wurde Empfindlichkeit für Gelatinereizung noch nachgewiesen bei *Bidens tripartita*, *Beta vulgaris*, *Linum usitatissimum*, *Panicum miliaceum*, *Secale cereale*, *Triticum vulgare* und *Vaccaria parviflora*. Es möge ausdrücklich hervorgehoben werden, daß diese Objekte fast ausnahmslos vollständig frei von Haaren sind und daß ihre Epidermis auch keinerlei papillenartige Auswüchse besitzt. Die Oberfläche ist vielmehr durchaus glatt bis auf die leichten Unebenheiten, die durch die Epidermisaußenwände hervorgerufen werden. Man könnte vielleicht die Vermutung aussprechen, daß sich die Gelatine nicht ganz regelmäßig angelegt habe, sondern daß an der Randzone der Epidermiszellen in dem Winkel zwischen zwei benachbarten Außenwänden da und dort Luft eingeschlossen worden wäre, und daß dadurch trotzdem ein Druckgefälle zustande gekommen wäre. Dies ist aber nicht der Fall. Keimlinge von *Agrostemma* wurden mit einem feinen Gelatinepanzer überzogen und dann unter dem Präpariermikroskop untersucht. Es zeigte sich, daß die Gelatinebedeckung ganz regelmäßig war und daß nirgends Luftblasen eingeschlossen waren. Wurde mit der Präpariernadel ein Stück des Gelatinepanzers abgehoben, dann zeigte dessen Innenfläche die feinsten Einzelheiten der Oberflächenskulptur; er stellte ein richtiges Negativ dar, an dem man die einzelnen Zellenzüge ganz deutlich verfolgen konnte.

Wenn man genügende Sorgfalt anwendet, kann man auch Keimlinge zu Versuchszwecken mit einem solchen Gelatinemantel überziehen, ohne daß durch die Manipulation selbst Krümmungen ausgelöst würden. Man erreicht dies am besten dadurch, daß man auf die Spitze des Keimlings einen Tropfen Gelatine aufsetzt, die gerade so weit abgekühlt ist, daß sie erstarren will. Dann fährt man mit einem Gelatinestab rasch an allen Seiten herunter, um den Tropfen möglichst gleichmäßig über die Oberfläche zu verteilen. Ist die Operation, was am Anfang nicht immer gleich gelingt, gut ausgefallen, dann ist allenthalben eine dünne Gelatineschicht vorhanden. Das läßt sich schon makroskopisch feststellen.

Eine derartige Versuchsserie wurde bei *Avena sativa* durchgeführt. 12 Keimlinge wurden in einen Gelatinemantel eingehüllt, und dann ließ ich einige Zeit verstreichen, um zu sehen, ob nicht durch die Verteilung des Gelatinetropfens eine Reaktion induziert worden wäre. Als aber alle Keimlinge gerade blieben, wurden sie einseitig gereizt und zwar wurden sie 50 mal mit einem Gelatinestäbchen gestrichen. Nach 2 Stunden trat die erste Krümmung

auf und im Verlaufe von weiteren anderthalb Stunden folgten fünf andere Keimlinge nach. Es trat also bei der Hälfte aller Keimlinge eine Reaktion ein. Allerdings ist die Reaktionszeit im Vergleich zu allen bisherigen Versuchen sehr stark verlängert, und dies ist darauf zurückzuführen, daß durch den Gelatinepanzer der Reiz in hohem Maße gedämpft wird.

Aus den angeführten Versuchen mit Gelatinereizung kann man schließen, daß auch dann, wenn der Druck ganz gleichmäßig auf die Pflanze einwirkt, wenn alle Momente, die eine verschieden starke Reizung diskreter Punkte herbeiführen könnten, ausgeschaltet werden, daß auch dann eine Kontaktkrümmung eintritt. Diese Annahme wird nun durch das Verhalten der Keimlinge gegen einen einseitig einwirkenden Wasserstrahl bestätigt.

Ich benutzte zu solchen Versuchen einen größeren Wasserbehälter, der unten einen Ausfluß hatte. In diesen Ausfluß wurde vermittels eines Gummistopfens ein Glasrohr eingefügt, das in eine feine Spitze ausgezogen war. Die Weite der Öffnung betrug etwa 0,5 mm. Die Höhe der Wassersäule belief sich auf 10—20 cm. Das Wasser wurde 24 Stunden vor Versuchsbeginn eingefüllt, damit sich die Temperatur an den Versuchsraum anpassen konnte. Die Reizung dauerte in den verschiedenen Versuchen 20 Sekunden bis 2 Minuten. Der Wasserstrahl wurde stets etwa auf die maximale Wachstumsregion gelenkt. Die Ergebnisse meiner Experimente sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Zum Vergleich ist immer ein Experiment mit Korkreizung beigefügt, und zwar stets dasjenige, das in bezug auf die Zahl der reagierenden Individuen am besten übereinstimmt. Dabei zeigt sich freilich, daß bei manchen Objekten die Wirkung einmaligen Streichens mit Kork wesentlich größer ist als die des Wasserstrahls. So reagierten bei *Brassica* auf einen Wasserstrahl von 2 Minuten Dauer nur 3 Individuen von 14, während von 13 Keimlingen, die einmal gerieben wurden, 11 eine Krümmung ergaben. Bei *Agrostemma Githago* ist — was die Zahl der Reaktionen anbelangt — der Erfolg bei einmaligem Streichen und einem Wasserstrahl von 20 Sekunden derselbe, aber die Reaktionszeit ist im letzten Fall durchschnittlich mehr als doppelt so groß. Bei *Vaccaria* endlich ist die Zahl der Krümmungen bei einem Wasserstrahl von einer Minute recht groß, so daß als Vergleichsserie die mit 20maligem Streichen herangezogen wurde, aber die Reaktionen waren unvergleichlich schwächer und erschienen im Durchschnitt fast eine Stunde später.

Tabelle XXVII. Reizung mit Wasserstrahl.

Versuchspflanze	Art der Reizung	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
Cannabis sativa . . .	Wasserstrahl 20″	22	2	4	10	12	14	14	14
" " . . .	Kork 1 mal	12	0	6	7	7	7	7	7
Agrostemma Githago . .	Wasserstrahl 20″	36	1	6	11	16	20	25	26
" " . . .	Kork 1 mal	40	10	24	28	28	28	28	28
Linum usitatissimum . .	Wasserstrahl 1′	6	0	3	3	3	3	3	3
" " . .	Kork 1 mal	30	10	15	16	17	17	17	17
Brassica Napus . . .	Wasserstrahl 2′	14	0	1	2	3	3	3	3
" " . . .	Kork 1 mal	13	8	11	11	11	11	11	11
Vaccaria parviflora . .	Wasserstrahl 1′	7	0	0	2	4	6	6	6
" " . .	Kork 20 mal	16	3	9	12	13	13	14	14

In den meisten Versuchen blieben nun die Reaktionen nicht auf die Stelle beschränkt, die von dem Wasserstrahl getroffen war, sondern die Krümmung wanderte sowohl den Stengel herauf als herunter, so daß schließlich die ganze Wachstumszone daran teilnahm. Wir haben hier also wieder einen schönen Fall von Reizleitung. Ein Beispiel dafür liefert uns die Fig. 18, die einen Keimling, der eine Minute vom Wasserstrahl getroffen wurde, anderthalb Stunden nach der Reizung darstellt. Der Pfeil deutet die gereizte Zone an.

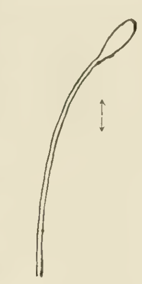


Fig 18. *Linum*-Keimling mit Wasserstrahl 1 Minute gereizt; nach 1,5 Stunden.

Es muß schließlich noch bemerkt werden, daß nicht alle Experimente mit Wasserstrahl zu einem positiven Ergebnis führten. So konnten bei *Helianthus annuus*, *Panicum miliaceum* und *Sorghum vulgare* keine Krümmungen erzielt werden. Dies verdient deshalb Beachtung, weil sowohl *Panicum* als auch *Sorghum* sonst zu den empfindlichsten Objekten gehörten. Man muß sich aber hier vor voreiligen Schlüssen hüten. Die Gramineen zeichnen sich bekanntlich durch einen sehr hohen positiven Geotropismus aus, der ständig den Kontaktkrümmungen entgegenwirkt. Es wäre daher denkbar, daß bei schwacher haptotropischer Reizung — und ein Wasserstrahl wirkt ja nach dem bisherigen immer nur als schwacher Reiz — die Krümmung schon im Keime erstickt wird. Versuche am Klinostaten könnten darüber Aufschluß bringen. Allerdings müßte dabei zuerst untersucht werden,

ob durch das Verbringen auf den Klinostaten die haptotropischen Krümmungen keine Störung erleiden. Figdor berichtet (16), daß die von ihm untersuchten *Asparagus*-Keimlinge unter diesen Bedingungen keine Kontaktreaktionen ausführten. Ich selbst habe in dieser Beziehung nur zwei Arten untersucht, *Agrostemma Githago* und *Papaver somniferum*, und erhielt bei diesen Pflanzen keine übereinstimmenden Resultate. *Agrostemma* reagierte am Klinostaten eher etwas besser als schlechter. Bei *Papaver* zeigte sich dagegen, wenn die Keimlinge 24 Stunden vor Ausübung des Reizes auf den Klinostaten verbracht worden, eine sehr auffallende Dämpfung der Krümmungen. Wurden die Versuchspflanzen darauf 24 Stunden senkrecht gestellt, dann reagierten sie wieder fast wie zuvor. Diese Verhältnisse bedürfen noch einer Klärung.

Unsere Versuche mit Gelatine und Wasserstrahl haben ein großes theoretisches Interesse. Sie zeigen nämlich, daß sich die etiolierten Keimlinge durchaus anders verhalten als die Ranken, bei denen nur durch einen irgendwie rauhen Gegenstand eine Reizung ausgelöst werden kann. Aus der Tatsache, daß hier Gelatine und Wasserstrahl wirkungslos sind, leitete Pfeffer mit Recht den Schluß ab, daß es nicht auf den Druck als solchen ankommt, sondern auf ein Druckgefälle derart, daß nahe beieinander gelegene Punkte verschieden stark gereizt werden. In dieser allgemeinen Form läßt sich die Regel auf unsere Keimlinge nicht übertragen. Wie wir gesehen haben, findet auch dann eine Reaktion statt, wenn der Druck, der auf die Pflanzenzelle ausgeübt wird, vollständig gleichmäßig ist. Allerdings ist der Wirkungsgrad eines derartigen Druckes wesentlich geringer. Wenn ich einen Keimling einmal mit einem Korkstäbchen und einmal mit einem Gelatinestäbchen reize, so wende ich beide Mal dieselbe Energie an. Und doch ist die erste Reizung von einem viel größeren Erfolg begleitet als die zweite. In verstärktem Maße gilt dies beim Wasserstrahl. *Brassica* gab bei einmaliger Korkreizung viermal soviel Krümmungen, als wenn ein 2 Minuten andauernder Wasserstrahl angewendet wurde. Es besteht also keinerlei Proportionalität zwischen dem ausgeübten Druck und der Zahl und Größe der Reaktionen. Auch hier ist die Sensibilität offenbar auf typische „Kitzelreize“ eingestellt. Es wäre übrigens denkbar, daß die Wirksamkeit von Gelatine und Wasserstrahl darauf beruht, daß in dem pflanzlichen Gewebe selbst durch irgendwelche anatomische Strukturen erst sekundär ein Druckgefälle hergestellt würde.

Es mag hier noch darauf hingewiesen werden, daß ein Wasserstrahl auch dann seine Wirkung nicht einbüßte, wenn der Keimling, um stärkere Erschütterungen zu verhindern, während der Reizung an den Kotyledonen festgehalten wurde.

Kap. VII. Versuche über Rheotropismus von Keimsprossen.

Der Ausfall der Versuche mit Wasserstrahl ist deshalb von allgemeiner Bedeutung, weil er vielleicht die Möglichkeit bietet, eine Brücke zwischen Rheotropismus und Thigmotropismus zu schlagen. Das Wesen des Rheotropismus ist ja noch in keiner Weise geklärt. Es bestehen in dieser Hinsicht zwei Theorien; nach der einen ist es — um mit Juel zu reden (26) — das Wasser als Stoff, nach der anderen der Druck des Stromes, was die Krümmungen verursacht. Das Wasser als Stoff könnte dadurch wirksam werden, daß es auf der dem Strome zugewendeten Flanke unter einem bestimmten Druck in die Gewebe eindringt und so in dem pflanzlichen Organ eine Turgordifferenz schafft. Ist dagegen der Druck des Stromes das auslösende Agens, dann muß der Rheotropismus mit der Kontaktreizbarkeit in eine Linie gestellt werden.

Wäre die erste Lösung richtig, dann würde, worauf auch Pfeffer hindeutet (43), der Rheotropismus an den Hydrotropismus anzuschließen sein. Gegen diesen Standpunkt macht aber Juel zweierlei geltend: 1. „daß die Wurzeln auch gegen äußerst langsame Ströme reagieren" und 2. daß beim Hydrotropismus nur die Wurzelspitze, beim Rheotropismus aber auch die Wachstumszone empfindlich ist. In dieser Hinsicht gliedert sich der Rheotropismus viel besser an die Kontaktreizbarkeit an.

Zu diesen Argumenten hat dann Newcombe noch ein weiteres hinzugefügt. Er konnte den Nachweis erbringen, daß die Wurzeln auch dann noch rheotropische Krümmungen ausführen, wenn sie mit Kollodiumsäckchen überzogen sind, die dem Durchfiltrieren von Wasser einen erheblichen Widerstand entgegensetzen (38).

Diesen Tatsachen wurde aber immer gegenübergehalten, daß „die thigmotropisch empfindlichen Objekte durch einen Wasserstrahl nicht gereizt werden" (Pfeffer). Das ist nach den neueren Feststellungen nicht mehr zutreffend. Newcombe hat durch sehr eingehende Versuche, auf die wir noch später zu sprechen kommen werden, ermittelt, daß auch die Wurzeln berührungsempfindlich sind, und es waren gerade die stark rheotropischen Pflanzenarten, die

auch gute Kontaktkrümmungen ergaben. Die Untersuchungen des letzten Kapitels haben weiteres sehr bemerkenswertes Material geliefert. Allerdings wäre nach einer Richtung hin eine Ergänzung wünschenswert. Die Versuchsbedingungen entsprechen nicht ganz denen, wie sie normalerweise bei der Demonstration des Rheotropismus der Wurzeln hergestellt werden. Zwar hat auch Newcombe in seiner früheren Arbeit über Rheotropismus (37), um den Reiz zu lokalisieren, einen feinen Wasserstrahl auf die Wurzeln einwirken lassen und gefunden, daß dadurch die Vorgänge nicht geändert werden, aber gewöhnlich setzt man die Wurzeln einem ziemlich trägen Wasserstrome aus, der sie mehrere Stunden von derselben Seite bestreicht. Kommen auch bei einer derartigen Versuchsanordnung bei unseren Keimsprossen Krümmungen zustande?

Ich möchte hierüber im folgenden einige Beobachtungen mitteilen, bemerke aber dazu, daß meine Experimente noch nicht spruchreif sind, und daß ich die Absicht habe, dieser Frage weiter nachzugehen.

Ehe ich mich den eigentlichen Versuchen mit untergetauchten Keimlingen zuwandte, mußte zuerst die Frage entschieden werden, ob der Aufenthalt unter Wasser nicht die Reaktionsfähigkeit beeinflußt. Keimlinge von *Agrostemma Githago* und *Cannabis sativa* wurden in niederen Tonzylindern herangezogen und dann in einer hohen Kristallisierschale unter Wasser gesetzt. Ein Teil jeder Serie wurde dann sofort gereizt, der Rest verblieb erst 24 Stunden im Wasser und erst dann wurde die Kontaktreizung vorgenommen. Die Ergebnisse dieser Experimente sind in den beiden folgenden Tabellen zusammengestellt.

Tabelle XXVIII.

Keimlinge sofort unter Wasser gereizt.

Versuchspflanze	Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					
				20′	40′	60′	80′	100′	120′
Cannabis sativa . . .	unter Wasser	20	8	3	6	6	7	7	7
„ „ . . .	normal	20	18	15	18	18	18	18	18
Agrostemma Githago . .	unter Wasser	10	13	1	3	6	8	10	11
„ „ . . .	normal	10	33	12	26	31	32	32	32

Tabelle XXIX.

Keimlinge 24 Stunden unter Wasser; dann gereizt.

Versuchspflanze	Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
				20′	40′	60′	80′	100′
Cannabis sativa . . .	unter Wasser	50	16	3	8	10	11	11
„ „ . . .	normal	20	18	15	18	18	18	18
Agrostemma Githago . .	unter Wasser	20	15	1	1	2	3	3
„ „ . . .	normal	20	30	21	28	28	30	30

Aus den Daten der beiden Tabellen ist zu ersehen, daß Kontaktkrümmungen auch beim Aufenthalt unter Wasser vollzogen werden. Freilich erfolgt unter diesen abnormen Verhältnissen eine Dämpfung der Krümmungen, und auch die Zahl der Reagierenden wird teilweise beeinträchtigt. Das macht sich noch nicht so sehr bemerkbar, wenn die Reizung unter Wasser sofort erfolgt, tritt aber bei längerem Verweilen in diesem Medium sehr klar zutage. Aber uns genügt die Tatsache, daß die Krümmungsfähigkeit anfänglich nicht unterdrückt, sondern bloß herabgesetzt wird.

Wenden wir uns nach diesen Vorbemerkungen nun den rheotropischen Versuchen selbst zu. In der üblichen Weise wurde eine mit Wasser gefüllte zylindrische Glasschale auf dem Pfefferschen Klinostaten in Drehung versetzt. Das Gefäß besaß einen Durchmesser von 27 cm und eine Höhe von 1 dm. Der Wasserspiegel befand sich 1,5 cm unter dem Rand. Die Keimlinge wurden an einem horizontalen Holzstäbchen aufgehängt, das an einem Stativ befestigt war und in einer Distanz von 0,5 cm über dem Gefäß hinweggeführt wurde. Die Aufhängung der Keimlinge geschah in folgender Weise. Die Versuchspflanzen wurden vor dem Experiment mit einer Pinzette vorsichtig aus der Erde genommen. Da sie von beiden Seiten gleichzeitig gepackt wurden und da die Festhaltung ganz an der Basis bei der Austrittsstelle des Keimlings aus dem Samen erfolgte, so konnte keine Kontaktkrümmung induziert werden. Die Keimlinge wurden nun mit Watte in einem beiderseits offenen, ca. 8 mm weiten Glasröhrchen befestigt und diese Röhrchen wurden mit feinem Silberdraht an dem Holzstäbchen aufgehängt. Die Aufhängung erfolgte derart, daß die Pflänzchen bei der Krümmung nicht mit dem Draht in Berührung kommen konnten. Die Röhrchen wurden so tief eingetaucht, daß

meistens die ganze Keimpflanze unter dem Wasserspiegel sich befand; manche Versuche wurden aber derartig ausgeführt, daß 5 bis 10 mm emporschauten.

Nachdem einige orientierende Versuche mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 5—20 Minuten negativ ausgefallen waren, wandte ich kürzere Umlaufszeiten an. Schon durch Herausnehmen der beiden Windflügel konnte ein Umlauf auf 1¹/₃ Minute herabgesetzt werden, und beim Entfernen des gesamten Windflügelapparates wurde dieser Wert noch auf 15—20 Sekunden verringert; damit war aber die untere Grenze gegeben, die ich mit dem Klinostaten erzielen konnte. Die Beobachtungszeit dauerte bei den Experimenten mit 1¹/₃ Minuten Rotationsgeschwindigkeit 24 Stunden, bei denen mit 20 Sekunden ca. 12 Stunden. Die Ergebnisse meiner Experimente sind aus der nebenstehenden Tabelle zu ersehen. Die meisten Versuchsserien sind negativ ausgefallen. Zum Teil traten gar keine Krümmungen ein, zum Teil erschienen neben den positiven gleichzeitig negative. Offenbar handelt es sich in diesem Fall um Nutationen *(Linum)*. Aber auch dort, wo nur positive Reaktionen auftraten, waren sie vielfach so schwach[1]) *(Triticum)* oder so in der Minderzahl *(Agrostemma, Cannabis, Sinapis, Zea)*, daß ihnen Beweiskraft nicht zuerkannt werden kann. Die einzigen überzeugenden Versuche sind die mit *Vaccaria parviflora*, die einzigen gleichzeitig, bei denen ein größeres Keimlingsmaterial verarbeitet wurde. Von 68 Individuen, die einem Wasserstrom von 1¹/₃ Minuten Umlaufszeit ausgesetzt wurden, krümmten sich 17, das ist ein Viertel im positiven Sinn, 4 Krümmungen waren entgegengesetzt oder standen senkrecht zur Richtung des Reizes. Bei einer Steigerung der Geschwindigkeit auf 15—20 Sekunden erhöhte sich die Zahl der positiven Reaktionen auf 50 %. Die Krümmungen waren allerdings nicht sehr bedeutend und betrugen im besten Fall 25—30°. Zu einer Einstellung in die Richtung des Stromes — einem Stadium, das bei den Wurzeln häufig erreicht wird — ist es also nicht gekommen. Die Reaktionszeit ist im Vergleich zur Korkreizung außerordentlich lang, stimmt dagegen mit der rheotropischen Reaktionszeit mancher Wurzeln gut überein. Die ersten Krümmungen erschienen nach ca. 4 Stunden, bei zahlreichen Keimlingen dauerte es aber wesentlich länger, so daß bei manchen Nachzüglern die Reaktion erst am nächsten Morgen beobachtet werden konnte.

---

1) Die schwachen Krümmungen sind in Klammer gesetzt.

Tabelle XXX. Rheotropismus von Keimsprossen.

Versuchspflanze	Umdrehungszeit $1^1/_8$ Minuten		Umdrehungszeit 15—20 Sek.	
	Zahl der Indiv.	Aufgetretene Krümmungen	Zahl der Indiv.	Aufgetretene Krümmungen
Agrostemma Githago	8	0	11	(1)
Anoda hastata			12	0
Avena sativa	8	0		
Brassica Napus	12	2 —	16	1 +, 3 —
Bidens tripartita	8	1 +	8	1 +, 1 —
Cannabis sativa	5	1 +	8	0
Helianthus annuus	8	1 +, 2 —		
Hordeum vulgare	15	0	4	0
Linum usitatissimum	4	2 —	15	7 +, 5 —
Panicum miliaceum	8	1 +, 1 —, 2 ⊥		
Secale cereale	24	0		
Sinapis alba	4	0	4	(2) +
Triticum vulgare	16	(6) +		
Vaccaria parviflora	68	13 (4) +, 2 —, 2 ⊥	12	5 (1) +
Zea Mays	23	2 (2) +		

Die geschilderten Beobachtungen — so spärlich sie auch noch sind — geben uns wenigstens nach einer Richtung einen deutlichen Fingerzeig: der Rheotropismus ist bei den Keimsprossen sicher geringer als bei den Keimwurzeln; denn die Geschwindigkeiten, die in unseren Versuchen angewendet wurden (ca. 1—5 cm/Sek.) liegen weit über der Empfindlichkeitsgrenze, die Juel für Wurzeln fand (26). Aber das Verhalten von *Vaccaria* legt die Vermutung nahe, daß bei noch geringerer Umdrehungszeit, die allerdings mit dem Klinostaten nicht mehr zu erreichen ist, positive Resultate erzielt werden können. Dafür sprechen ja unsere Erfahrungen über die Wirksamkeit eines Wasserstrahls. Allerdings war hierbei der Anprall des Wassers viel größer. Offenbar liegen die Verhältnisse so, daß die Wirkung eines kurz andauernden, aber intensiven Wasserdrucks nicht einfach durch einen zwar lange währenden, aber sehr langsamen Wasserstrom ersetzt werden kann; dies wird dann zur Unmöglichkeit, wenn die Geschwindigkeit unter einen bestimmten, von der Schwelle abhängigen Betrag herabsinkt. Bei *Vaccaria* liegt dieser Schwellenwert wahrscheinlich etwas höher als bei den übrigen Objekten, und damit steht die Tatsache im Einklang, daß *Vaccaria*

auch die zahlreichsten Krümmungen mit einem Wasserstrahl ergab. Weitere Versuche müssen darüber Klarheit bringen.

Kap VIII. Versuche mit dekapitierten Keimlingen.

Die Versuche mit dekapitierten Keimlingen zerfallen in zwei Kategorien. Bei der einen wurde zuerst die Spitze der Keimpflanze entfernt und dann der übrig bleibende Stumpf total gereizt, bei der andern wurde erst die Spitze lokal gereizt und dann nach kurzer Zeit — lange bevor die Reaktion einsetzte — abgeschnitten.

Versuche der ersten Art hat schon Rothert (46) für den Phototropismus angestellt und dabei gefunden, daß die Dekapitation bei Gramineen eine zeitweilige vollständige Aufhebung der Lichtempfindlichkeit zur Folge hat, während bei *Brassica Napus* die Sensibilität zum mindesten stark herabgesetzt wird.

Meine Experimente mit haptotropischer Reizung dekapitierter Keimlinge ergaben nun, daß zwischen Phototropismus und Haptotropismus in dieser Hinsicht scharfe Unterschiede bestehen. Ich erhielt nämlich bei allen Versuchsobjekten deutliche Krümmungen, wobei allerdings sehr bald starke Differenzen zwischen Dikotyledonen und Gramineen zutage traten.

Bei den Dikotyledonenkeimlingen wurde durch die vorhergehende Entfernung der Spitze — je nach der Größe 5—20 mm — der Reizerfolg meistens beträchtlich vermindert, wie dies ja auch bei *Brassica* in Rotherts Versuchen der Fall war. Die folgende Tabelle gibt einen Teil der angestellten Experimente wieder, weitere Daten finden sich im Anhang (Tab. LXXIX). Wie man sieht, erstreckt sich die Dämpfung nicht bloß auf die Zahl der Reaktionen, sondern mitunter auch auf die Reaktionszeit. Dies ist besonders bei *Lupinus albus* deutlich. Außerdem sind die Krümmungen meistens schwächer, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß ja die Spitze, die den größten Ausschlag gibt, fehlt. Die Versuche, die der Tabelle zugrunde liegen, wurden sofort angestellt, nachdem die Dekapitation erfolgt war. Zum Vergleich wurden auch einige Serien von *Agrostemma Githago*, *Cannabis sativa* und *Helianthus annuus* erst 24 Stunden nach Entfernung der Spitze der Kontaktreizung unterzogen. Dabei wurden nur ganz vereinzelte, zweifelhafte Krümmungen beobachtet. Wahrscheinlich hatte in der Zwischenzeit der Stumpf sein Wachstum eingestellt; doch ich habe

hierüber wie überhaupt über die Wachstumsverhältnisse dekapitierter Keimlinge keine näheren Untersuchungen angestellt. Einige Angaben finden sich indessen bei Rothert.

Tabelle XXXI.

Versuchspflanze	Art	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
				20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
Agrostemma Githago	dekapitiert	1	30	5	10	12	12	12	12	12
„ „	nicht dek.	1	40	10	24	28	28	28	28	28
Bidens tripartita .	dekapitiert	5	14	0	1	3	3	3	3	3
„ „ .	nicht dek.	5	17	6	11	12	12	12	12	12
Cannabis sativa . .	dekapitiert	10	19	3	10	13	14	14	15	15
„ „ . .	nicht dek.	10	13	9	13	13	13	13	13	13
Helianthus annuus .	dekapitiert	50	33	2	9	13	15	16	16	16
„ „ .	nicht dek.	50	16	7	10	13	15	15	15	15
Lupinus albus . .	dekapitiert	50	14	0	0	1	1	2	3	5
„ „ . .	nicht dek.	50	23	1	5	9	16	16	18	20

Ich bemerke noch, daß nicht alle Experimente mit Dikotyledonenkeimlingen in dem geschilderten Sinne verlaufen sind. Bei *Brassica* sowohl wie bei *Vaccaria* (s. Anh. Tab. LXXIX) begegneten mir Fälle, wo die dekapitierten Serien numerisch etwa dieselben Resultate gaben, und zwar trat dieses auffallende Verhalten beide Male bei niederer Streichzahl ein. Da aber die Versuche mit niederer und hoher Streichzahl in diesem Fall nicht mit Keimlingen derselben Aussaat vollzogen wurden, so sind die Resultate nicht direkt vergleichbar, und es wäre denkbar, daß besondere Wachstumsbedingungen dabei eine Rolle spielen (s. Fig. 19).

Fig. 19. *Brassica*-Keimling, dekapitiert, 20 mal gestrichen.

Fig. 20. *Hordeum*-Keimling, dekapitiert, 1 mal gestrichen.

Wie dem auch sei, jedenfalls leiten diese Ausnahmen hinüber zu dem Verhalten der Gramineen, für die es gerade charakteristisch ist, daß durch die Dekapitation die Reaktionen kaum gehemmt, meistens sogar gefördert werden (s. Fig. 20). Vergleicht man die Tabelle XXXII mit der vorhergehenden, so fällt dieses sofort in die Augen.

Tabelle XXXII (dekapitiert 0,5—1 cm).

Versuchspflanze	Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					
				20′	40′	60′	80′	100′	120′
Triticum vulgare . . .	total	1	67	21 %	37 %	49 %	52 %	54 %	55 %
" " . . .	dekapitiert	1	46	15 "	26 "	33 "	48 "	54 "	54 "
Secale cereale . . .	total	10	31	36 "	55 "	58 "	61 "	61 "	61 "
" "	dekapitiert	10	42	33 "	55 "	67 "	71 "	71 "	71 "
Avena sativa . . .	total	1	41	15 "	37 "	44 "	44 "	44 "	44 "
" "	dekapitiert	1	30	40 "	50 "	50 "	50 "	53 "	53 "
" "	total	10	60	50 "	80 "	82 "	82 "	82 "	82 "
" "	dekapitiert	10	68	62 "	87 "	91 "	91 "	91 "	91 "
Hordeum vulgare . .	total	1	40	3 "	18 "	30 "	38 "	40 "	45 "
" " . .	dekapitiert	1	41	15 "	29 "	38 "	43 "	45 "	45 "
" " . .	total	20	42	36 "	60 "	69 "	76 "	76 "	76 "
" " . .	dekapitiert	20	35	20 "	43 "	57 "	66 "	71 "	74 "

Die Tabelle enthält aber bloß die Vertreter des *Avena*-Typus; die des *Panicum*-Typus erheischen eine besondere Behandlung. Entfernt man bei *Panicum* oder *Sorghum* eine entsprechende Spitzenzone, so fällt dieser Operation meistens die ganze Koleoptile zum Opfer. Da nun, wie früher gezeigt wurde, dieses Organ gegen Kontaktreizung fast unempfindlich ist, so könnte man meinen, daß die Reaktionen durch das Abschneiden der Koleoptile nicht schädlich beeinflußt würden. Dies ist aber nicht zutreffend, wenigstens bei *Panicum* und *Zea*. Hier macht sich eine starke Dämpfung bemerkbar, die indessen auch bei *Sorghum* durch Verlängerung der Reaktionszeit angedeutet ist. Offenbar ist der Eingriff so gewaltsam, daß er die Reaktionsfähigkeit herabsetzt. Entfernt man dagegen bei *Panicum* und *Sorghum* bloß die halbe Koleoptile, dann spielen sich die Krümmungsprozesse in ganz normaler Weise ab; auch die Größe des Ausschlags ist keineswegs beeinflußt.

Etwas abweichend verhält sich *Zea* insofern, als hier auch dann ein Minus von Reaktionen eintritt, wenn bloß die Hälfte der Koleoptile abgeschnitten wird (s. Tab. XXXIII).

Es wäre hier nun näher zu diskutieren, worauf das Verhalten der Keimlinge bei Dekapitierung beruht. Die Hemmung der Reaktionen, die bei den Dikotylen zu verzeichnen ist, könnte zweierlei Ursachen haben. Entweder wird durch die Entfernung der Spitze die Reaktions- oder die Perzeptionsfähigkeit vermindert. Es tritt ja, wie schon für viele Fälle nachgewiesen wurde, als Folge der

Dekapitation eine deutliche Wachstumshemmung ein, und dadurch wird das Krümmungsvermögen in hohem Maße herabgesetzt.

Tabelle XXXIII (Streichzahl bei *Zea* 1, sonst 20).

Versuchspflanze	Art der Reizung	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
			20′	40′	60′	80′	100′
Zea Mays	nicht dekapitiert	18	6 %	6 %	17 %	28 %	28 %
„ „	Koleopt. halb dekap.	30	7 „	10 „	10 „	13 „	13 „
„ „	„ ganz „	30	3 „	7 „	7 „	7 „	7 „
Panicum miliaceum .	nicht dekapitiert	21	81 „	95 „	100 „	100 „	100 „
„ „ .	Koleopt. halb dekap.	17	94 „	94 „	94 „	94 „	94 „
„ „ .	„ ganz „	13	15 „	23 „	31 „	31 „	31 „
Sorghum vulgare .	nicht dekapitiert	26	96 „	100 „	100 „	100 „	100 „
„ „ .	Koleopt. halb dekap.	13	100 „	100 „	100 „	100 „	100 „
„ „ .	„ ganz „	20	60 „	95 „	100 „	100 „	100 „

Nun hat aber **Rothert** bei *Avena*-Keimlingen gefunden, daß die Reaktionen, wenn die Belichtung vor der Dekapitation erfolgt, sich nachher trotz verminderten Wachstums ungestört abspielen, und er schließt daraus, daß das Abschneiden der Spitze direkt auf die phototropische Empfindlichkeit wirkt. Ich habe einen solchen Kontrollversuch nur für *Agrostemma* durchgeführt, aber das Resultat war durchaus eindeutig. Wie Tab. XXXIV zeigt, ist das Krümmungsbild genau dasselbe, wenn die Reizung vor oder nach der Dekapitation erfolgt. Um vergleichbare Werte zu erhalten, wurde in der Serie, die erst nachträglich dekapitiert wurde, das Spitzenstück, das ich nachher — nach Ablauf einer Minute — entfernte, von der Reizung ausgeschlossen. Die Zahl der Reaktionen ist in beiden Versuchen dieselbe, und auch in bezug auf die Ausschläge war kein merkbarer Unterschied vorhanden. Danach scheint mir die Deutung die richtigere zu sein, daß von der Dekapitation weniger die Sensibilität als das Reaktionsvermögen getroffen wird.

Tabelle XXXIV. *Agrostemma Githago.*

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:						Reagiert in %
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	
Gereizt, dann dekap.	5	45	9	24	28	30	33	34	76 %
Dekap., dann gereizt	5	58	13	23	32	37	44	45	78 „

Damit steht ja auch im Einklang, daß durch den Schnitt ein Teil der maximalen Wachstumszone, die bei lokaler Reizung die besten Reaktionserfolge gibt, mit entfernt wird. Diese Vermutung wird durch das Verhalten der Gramineen bestätigt. Wie wir gesehen haben, ist beim *Avena*-Typus, wenn wir von der Koleoptilenspitze absehen, die Empfindlichkeit ziemlich gleichmäßig über die ganze Koleoptile verteilt. Würde nun die Sensibilität durch das Dekapitieren beeinflußt, dann sollten wir zum mindesten einen starken Rückgang in der Zahl der Reaktionen erwarten. Tatsächlich ist aber häufig das Gegenteil der Fall. Trotz des gewaltsamen Eingriffs, der zweifellos die Wachstumsgeschwindigkeit herabdrückt, finden ebenso zahlreiche und zumeist auch ebenso ausgiebige Krümmungen statt, wie wenn die Keimlinge intakt geblieben wären. Berücksichtigt man dabei noch die durch den Eingriff bedingte Wachstumshemmung, so ist dieser Erfolg noch bemerkenswerter und meiner Meinung nach bloß dadurch zu erklären, daß durch die Beseitigung der Spitze die geotropische Gegenreaktion in hohem Maße vermindert wird. Dieselben Gesichtspunkte lassen sich auch für den *Panicum*-Typus geltend machen.

Es ist leicht einzusehen, daß sich diese Erfahrungen durch weitere Versuchsanstellungen vertiefen lassen. Man kann Versuche am Klinostaten anstellen, man kann die Keimlinge an der Basis abschneiden und das Spitzenstück haptotropisch reizen und man kann schließlich Verwundungen beibringen, ohne dabei die Spitze zu entfernen. Ich will aber auf diese Möglichkeiten bloß hindeuten.

Wir wenden uns nun der zweiten Versuchsreihe zu, bei der ein kleines Spitzenstück unterhalb der Kotyledonen (ca. 5 mm) lokal 50mal gestrichen und dann der Keimling nach Ablauf einer Minute derart dekapitiert wurde, daß zwischen der Perzeptionszone noch ein Zwischenstück von 1—2 cm lag. Die Höhe der Keimlinge betrug in den Versuchen mit *Agrostemma*, *Cannabis*, *Sinapis* und *Vaccaria* 4—6 cm, bei *Helianthus* ca. 8 cm. Die Ergebnisse sind in Tab. XXXV dargestellt. Wie man sieht, vermag bei *Agrostemma*, *Cannabis* und *Vaccaria* die Entfernung einer 1 cm langen Zwischenzone den Eintritt von Reaktionen nicht ganz zu hemmen. Zwar krümmt sich nur ein gewisser Prozentsatz, doch ist dabei zu bedenken, daß auch dann, wenn bei derselben lokalisierten Reizungsweise die Spitze nicht entfernt wird, bloß bei einem Teil der Keimlinge die Reaktion in die basaleren Regionen fortzuschreiten pflegt (s. Kap. IV). Jedenfalls zeigen die Versuche, daß die Zeit von

einer Minute genügt, um den Reiz bei einem Teil der Individuen über die abgeschnittene Strecke hinwegzuleiten. Die Reaktion erscheint dann allerdings mit ziemlicher Verspätung; dafür ist wahrscheinlich die durch die Dekapitation bewirkte Wachstumshemmung verantwortlich zu machen. Legt man bei den genannten drei Arten den Schnitt tiefer, dann erscheinen nur noch vereinzelte schwache Krümmungen. *Sinapis* gibt auch bei kürzerem Zwischenstück nur schlechte Resultate, und das gilt in erhöhtem Maße von *Helianthus*.

Tabelle XXXV.

Versuchspflanze	Länge des Zwischenstücks	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:							Krümmungen in %
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′	
Agrostemma Githago	0,5—1 cm	34	0	2	4	7	9	11	11	32
„ „	1,5—2 „	42	2	2	3	5	5	5	5	12
Vaccaria parviflora .	1,5—2 „	17	1	1	2	3	3	3	3	18
„ „ .	0,5—1 „	27	0	4	4	5	5	7	7	26
Cannabis sativa . .	0,5—1 „	23	2	4	6	6	6	6	6	26
„ „ . .	1,5 „	12	0	1	1	1	1	1	1	8
Sinapis alba . . .	0,5—1 „	59	0	3	5	6	6	6	7	12
„ „ . . .	1,5—2 „	22	1	1	1	1	1	1	1	5
Helianthus annuus .	1,5 „	47	0	1	1	2	2	2	2	4

Dies verdient deshalb Beachtung, weil *Helianthus* eines der besten Objekte für Reizleitungsvorgänge war, und weil bei direkter Reizung des Stumpfes noch 50 % einer Serie reagierten. Vielleicht wirkt hier der Wundschock direkt auf das Leitungsvermögen ein.

Die von positivem Erfolg begleiteten Experimente zeigen ferner, daß für den Eintritt der Krümmung das Vorhandensein der Perzeptionszone nicht erforderlich ist.

Kap. IX. Versuche mit älterem Keimlingsmaterial.

Bei manchen Pflanzenarten, besonders Papilionaceen, gelingt es, im Dunkeln Keimlinge zu züchten, die zwei bis mehrere Internodien lang werden, ohne besondere Zeichen der Entkräftung zu zeigen. Auch mit solchem Material wurden Versuche angestellt, um zu ermitteln, ob die Kontaktreizbarkeit in den folgenden Internodien erhalten bleibt und ob eine Reizleitung auch über die Internodiengrenzen stattfindet.

Was die erste Frage anbelangt, so erhielt ich positive Ergebnisse mit *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris*, *Ph. multiflorus* und

Vicia Faba. Nur die Versuche mit der letzten Pflanze seien hier im einzelnen angeführt. Die Reizung wurde an ein und demselben Satz von Keimlingen in verschiedenen aufeinander folgenden Altersphasen vollzogen. Im Verlaufe des Experiments, das über eine Woche in Anspruch nahm, schieden einzelne Individuen infolge schlechten Wachstums aus; daher der Rückgang in der Zahl der Versuchspflanzen. Nach der Erreichung des vierten Internodiums hielt das Wachstum der meisten Individuen an, nur manche kamen über das 5. Internodium andeutungsweise hinaus, waren aber schwächlich und fingen an zu welken, so daß sie für die Reizung nicht mehr in Betracht kamen. Ein Blick auf die Tab. XXXVI zeigt, daß die Zahl der Reaktionen vom ersten bis zum vierten Internodium kaum zurückgeht, während die Reaktionszeit zunehmend verlängert wird. Erst mit der Erreichung des 5. Internodiums tritt ein stärkerer Abfall ein, der jedoch offenbar damit im Zusammenhang steht, daß jetzt die Keimlinge allmählich anfangen abzusterben. Das Trägerwerden der Reaktionen von Serie I—V ist jedenfalls durch die stetige Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit bedingt.

Tabelle XXXVI. *Vicia Faba* (Streichzahl 100).

Nr. des Internodiums	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
		1 h	2 h	3 h	4 h	8 h
I	44	77 %	95 %	95 %	—	—
II	43	72 „	81 „	81 „	—	—
III	43	42 „	67 „	72 „	74 %	—
IV	39	28 „	62 „	69 „	74 „	82 %
V	10	20 „	40 „	40 „	—	50 „

Entsprechende Resultate erhielt ich mit *Pisum sativum* und *Phaseolus multiflorus* (s. Anhang Tab. LXXXVI). Bei *Phaseolus multiflorus* ist das 3. Internodium — hier, wie immer, vom Boden an gerechnet — fast ebenso reaktionsfähig, wie das erste (das Epikotyl). Bei *Pisum sativum* gaben sogar noch die 6. Internodien schöne Krümmungen. Als kontaktreizbar erwiesen sich ferner, wenn auch in schwächerem Maße, die 2. Internodien (Epikotyle) von *Phaseolus vulgaris*, *Mirabilis Jalapa* und *Helianthus annuus*, während die Versuche mit *Lupinus albus* negativ ausfielen.

Schon bei den soeben geschilderten Experimenten beobachtete ich gelegentlich, daß die Krümmung mitunter über die Perzeptions-

zone hinausgreift. Eingehender untersucht wurden diese Verhältnisse bei *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus.* Die Ergebnisse mit *Phaseolus* sind in Tab. XXXVII zusammengestellt. Die Keimpflanzen besaßen 2—3 Internodien. Bei der einen Versuchsserie wurde das oberste Internodium gereizt, um basipetale Leitung festzustellen, bei der anderen erstreckte sich die Reizung auf das zweitoberste Internodium, und es sollte ermittelt werden, ob die Fortpflanzung des Reizes auch in akropetaler Richtung erfolgt. In der Tabelle bedeutet:

arabische Ziffer: gereiztes Internodium gekrümmt,
römische Ziffer: die beiden oberen Internodien gekrümmt,
arabische Ziffer mit Strich: nicht das gereizte, sondern das darüberstehende Internodium gekrümmt (der reziproke Fall wurde nicht beobachtet).

Tabelle XXXVII. *Phaseolus multiflorus* (Streichzahl 100).

Gereizte Zone	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:						
		20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
Oberstes Internodium	46	I, 7	II, 18	V, 21	V, 33	V, 34	V, 34	V, 35
Nächstes „	37	2, 1′	3, 3′	3, 7′	I, 2, 7′	I, 2, 9′	I, 2, 9′	I, 2, 9′

Aus der Zusammenstellung geht hervor, daß die Reaktion gewöhnlich auf die gereizte Zone beschränkt bleibt, wenn das oberste Internodium gestrichen wird. Nur bei $^1/_8$ der reagierenden Individuen pflanzt sich die Krümmung in tiefer liegende Regionen fort Anders liegen die Verhältnisse bei lokaler Reizung des zweitobersten Internodiums. Zunächst einmal ist der Prozentsatz der Krümmungen wesentlich geringer; ferner nimmt in der Mehrzahl der Fälle die Perzeptionszone gar nicht an der Reaktion teil, der Reiz wird vielmehr nach oben geleitet und veranlaßt eine Krümmung in der Spitzenzone, die meistens an der Basis des obersten Internodiums ausklingt. Wir haben hier also ähnliche Verhältnisse wie bei *Agrostemma.* Der Ausfall der Serie II scheint es mir wahrscheinlich zu machen, daß die geringe Anzahl der Reaktionen nicht auf mangelnder Perzeptionsfähigkeit beruht, sondern daß infolge des mehr oder minder erloschenen Wachstums das Reaktionsvermögen verloren gegangen ist. Nur bei den Individuen, die imstande sind, den Reiz fortzupflanzen — und das ist nach allem Bisherigen immer

nur der kleine Teil einer Serie —, nur bei denen erfolgt eine Reaktion an einer entfernt liegenden Stelle, nämlich dort, wo noch normales Wachstum herrscht. Bei den anderen — so dürfen wir vermuten — werden die Zellen zwar durch den Kontaktreiz in den Zustand der Erregung versetzt, aber diese Erregung klingt aus, ohne von einem äußeren Erfolg begleitet gewesen zu sein.

Gegenüber *Phaseolus multiflorus* zeigt *Vicia Faba* (s. Anhang Tab. LXXXII) einige kleine Unterschiede. Reizfortpflanzung ist viel seltener, dagegen bewahrt das zweitoberste Internodium viel länger seine Reaktionsfähigkeit und gibt daher in über 50 % der Fälle bei lokalisierter Reizung deutliche Krümmungen. Wie sehr der Krümmungsverlauf von den Wachstumsverhältnissen abhängig ist, das erkennt man bei *Vicia Faba* sehr schön, wenn infolge eines Leitungsvorgangs zwei Internodien gleichzeitig an der Reaktion teilnehmen. Die Krümmung ist dann nicht einheitlich, sondern an der Internodiengrenze ist ein kleines, gerades Stück eingeschaltet.

Negativ fielen die Versuche über Reizleitungsvorgänge bei *Mirabilis Jalapa*, *Helianthus annuus* und *Phaseolus vulgaris* aus.

Kap. X. Kontaktempfindlichkeit von Blattorganen.

Die bisherigen Untersuchungen beschränkten sich — wenn man von den Experimenten mit der Gräserkoleoptile absieht — ausschließlich auf Keimstengel. Hier sollen nun ganz kurz einige Versuche über Blattorgane angeschlossen werden. Wir beginnen mit dem Blattstiel. Die Kotyledonen der bisher behandelten Keimlinge stellen kein günstiges Material dar, da sie fast durchweg sitzend sind. Eine Ausnahme macht *Mirabilis Jalapa*, die ziemlich langgestielte Keimblätter entwickelt. 20 Blattstiele von dieser Pflanze wurden 50 mal gerieben, es erfolgte aber nur eine nicht sehr ausgeprägte Krümmung. Bessere Resultate erhielt ich mit den Blattstielen der ersten Laubblätter. Die entsprechenden Experimente sind in Tab. XXXVIII zusammengestellt. *Pisum sativum* erwies sich als nahezu unempfindlich. Auch bei 100 maligem Streichen konnten keine sicheren Reaktionen erzielt werden. Aber auch bei *Phaseolus multiflorus* und *Lupinus albus* reagieren nach 50 maligem Streichen bloß die Hälfte der Individuen. Erst mit der Streichzahl 100 wird bei fast allen Keimlingen die Schwelle erreicht. Auffallend ist, besonders bei *Phaseolus*, wie spät die Krümmungen erfolgen, und wie flach und breit die Reaktionskurve verläuft. Das

gilt aber auch für *Lupinus*, wenn man, wie wir dies bisher getan haben, ein Ablesungsintervall von 20 Minuten wählt. In dem ersten Intervall liegen dann fast gar keine Reaktionen. Dies hängt offenbar damit zusammen, daß der Blattstiel beim Etiolieren nicht in derselben Weise von der Wachstumsbeschleunigung betroffen wird, wie der Keimstengel. Das ist besonders bei *Pisum* der Fall, wo die Blätter deutliche Zeichen der Verkümmerung zeigen.

Tabelle XXXVIII.

Versuchspflanzen	Streichzahl	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:					Zahl der Reaktionen
			1 h	2 h	3 h	4 h	5 h	
Pisum sativum . .	50	27	0	0	0	0	—	0 %
" " . .	100	9	(2)	(3)	(3)	—	—	(33 ")
Phaseolus multiflorus	50	35	4	9	15	18	—	51 "
" "	100	14	2	6	10	12	13	93 "
Lupinus albus . .	50	25	10	14	14	—	—	56 "
" " . .	100	16	12	14	14	—	—	88 "

Die Blattstiele sind im Gegensatz zu den Keimstengeln dorsiventrale Organe, und es wäre deshalb noch näher zu untersuchen, ob das Reaktionsbild gleich ist, wenn man die Flanken oder die Rücken- und Bauchseite reizt. Den Versuchen der Tabelle liegt stets Flankenreizung zugrunde.

Ausführlichere Beobachtungen über den Haptotropismus der Blattstiele bringt der zweite Teil.

Versuche über das Verhalten der Blattlamina gegen mechanische Reize hat schon Darwin (10) angestellt. Er fand, daß die Kotyledonen von *Cassia tora* sich rasch aufwärts bewegen, wenn man sie streicht, schlägt oder einem stärkeren Luftstrom aussetzt. Entsprechend verhielten sich *Smithia sensitiva*, *Mimosa pudica*, *Oxalis sensitiva* und *Neptunia oleracea*. Wie man sieht, handelt es sich hier um seismonastische Objekte, und tatsächlich waren die Reaktionen auch nicht haptotropischer Natur, sondern sie gehören ihrem gesamten Charakter nach in das Gebiet der Erschütterungsreizbarkeit. Es wäre aber von Wert, zu ermitteln, ob daneben nicht auch bei Kotyledonen und ebenso bei der Lamina der Folgeblätter richtige Kontaktreizbarkeit vorkommt. Dies ist ja deshalb auch theoretisch von Interesse, als verschiedene Ranken von Blattspreiten abgeleitet werden können und als auch mitunter die Lamina,

ohne morphologisch umgestaltet zu sein, als Greiforgan funktioniert (*Fumaria*). Untersucht wurden nach dieser Richtung die Kotyledonen von *Lupinus albus*, ferner die Laubblätter von *Zea Mays* und *Allium Cepa*.

Die Experimente mit *Lupinus* fielen negativ aus. Gerieben wurde z. T. die Oberseite, z. T. die Unterseite beider einander gegenüberstehender Kotyledonen, aber niemals trat eine Aufrichtung oder eine Senkung auf. Auch die Versuche mit jungen Blättern von *Zea Mays* verliefen ergebnislos, sowohl wenn die Bauch- als auch wenn die Rückenseite der Lamina häufig gestrichen wurde. Besseren Erfolg hatte ich mit *Allium Cepa*. Die Versuchspflanzen — die übrigens nicht aus Samen, sondern aus Zwiebeln gezogen wurden — gaben deutliche Reaktionen, sofern die Flanke der Lamina 50mal mit einem Korkstäbchen gerieben wurde. Aber wie bei der Reizung der Blattstiele stellten sich auch hier die Krümmungen erst spät — nach 1—2 Stunden — und nur bei dem kleineren Teil einer Serie ein. Sehr hoch scheint danach die Sensibilität nicht zu sein, zumal die Blätter im Dunkelzimmer sehr rasch wachsen und damit — wie auch die phototropischen Versuche von Rothert zeigen — die Bedingungen für ein gutes Reaktionsvermögen gegeben sind.

Kap. XI. Kontaktreizung von Keimwurzeln.

Die Kontaktreizbarkeit der Keimwurzeln bildet eines der ältesten, aber auch eines der unangenehmsten Kapitel des Haptotropismus. Die Beweise, die Darwin für einen negativen Haptotropismus anführt und die in der botanischen Literatur lange Zeit eine so große Rolle spielten, sind auf alle Fälle unzulänglich. Dies ist aus der Flut von Kontroversen für und wieder, die an die Darwinschen Experimente anknüpften (Detlefsen, Burgerstein, Kirchner usw.), als gesichertes Resultat hervorgegangen. Die negativen Krümmungen, die der englische Forscher erhielt, waren zweifellos traumatischer Natur (8, 10, 12, 53, 58).

Nun hat aber in neuerer Zeit Newcombe (38) in einer sehr eingehenden Arbeit den Beweis für positive Kontaktkrümmungen bei einer Reihe von Keimwurzeln erbracht und damit die alte Sachssche Anschauung (47) bestätigt. Allerdings erforderte es sehr mühsame Versuchsanstellungen, und es mußten eine ganze Reihe von Fehlerquellen ausgeschaltet werden. Die Reizung, die

Newcombe anwendete, bestand darin, daß der Wurzel ein oder mehrere Reiterchen angelegt wurden, die aus verschiedenen, nichtschädigenden Stoffen bestanden. Auf diese Weise wurden bei einer Reihe von Objekten schon dann Krümmungen erzielt, wenn sie sich in normaler vertikaler Lage befanden, wenn also die Schwerkraft den Krümmungen entgegenarbeitete. Viel besser fielen die Reaktionen am Klinostaten aus, und diese Versuche sind es auch, denen Beweiskraft zuerkannt werden muß. Das gilt zum mindesten von den Serien mit *Zea Mays*, *Tropaeolum majus*, *Fagopyrum esculentum*, *Helianthus annuus*, *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Brassica oleracea* und *Raphanus sativus*.

Das Wesentliche bei den Newcombeschen Experimenten besteht darin, daß durch Anlegen eines festen Gegenstandes dauernder Kontakt hergestellt wurde. Ein richtiger Kitzelreiz wurde nicht ausgeübt, es sei denn, daß die leichten Erschütterungen des Klinostaten nach dieser Richtung wirkten. Nun haben aber unsere Versuche mit *Agrostemma*-Keimstengeln gezeigt, daß selbst bei hochempfindlichen Objekten ein solcher zwar kontinuierlich wirkender, aber sehr leichter Kitzelreiz keine stärkeren Krümmungen auszulösen vermag. Es lag daher nahe, zu untersuchen, ob die Wurzeln bessere Reaktionen ergeben, wenn sie nach Art der Keimlinge durch wiederholtes Streichen gereizt werden.

Die Reizung fand z. T. unter Wasser statt, z. T. wurden die Keimlinge nach dem Streichen in die feuchte Kammer — ein Glas, das unten mit Wasser gefüllt und dessen Wände mit Filtrierpapier überzogen waren — verbracht. In diesem letzteren Fall wurde die Wurzel — um Austrocknen zu verhindern — vor der Reizung genügend angefeuchtet. Als Reizmittel dienten Korkstäbchen, Glasstäbchen und Pinsel. Die Versuche erstreckten sich auf Keimwurzeln von *Brassica Napus*, *Helianthus annuus*, *Lupinus albus*, *Phaseolus multiflorus*, *Pisum sativum* und *Vicia Faba*. Da alle Experimente negativ ausgefallen sind, so verlohnt es sich nicht, sie hier im einzelnen anzuführen. Es erschienen zwar fast stets vereinzelte positive Reaktionen, denen aber meistens negative Krümmungen das Gleichgewicht hielten. Es könnten ja die haptotropischen Reizerfolge durch den starken positiven Geotropismus verhindert werden, und deshalb müßten auch hier Versuche am Klinostaten in Gang gesetzt werden. Ein Dekapitieren der Wurzelspitze, das ja nach derselben Richtung wirkt, führte bei *Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus* und *Lupinus albus* zu keiner Änderung der Ergebnisse.

Zum Vergleich wurden noch einige andere Objekte herangezogen: die Wurzeln von auskeimenden Zwiebeln von *Allium Cepa* und *Gladiolus sp.*, ferner Luftwurzeln von *Salix alba*, die im dampfgesättigten Raum gezüchtet wurden. Aber auch hier wurden keine Krümmungen erzielt.

Durch Zufall wurde ich auf eine weitere Versuchsanordnung gebracht. Wenn man Keimlinge in feuchten Sägespänen kultiviert, dann treten häufig über dem Boden parallel zur Oberfläche verlaufende Seitenwurzeln auf, die ein sehr gesundes und normales Aussehen besitzen. Stülpt man über den Topf eine umgekehrte, mit Filtrierpapier ausgelegte Kristallisierschale, dann können sie längere Zeit in diesem Zustand gehalten werden. Ein Vorversuch mit solchen Objekten führte zu günstigen Resultaten, und deshalb verfolgte ich diese Verhältnisse weiter. Samen von *Phaseolus multiflorus* wurden absichtlich bloß so tief eingesetzt, daß sie mit der Hälfte über die Sägespäne emporschauten. Die schützende Kristallisierschale wurde nur während der Reizung abgenommen, und zu aller Vorsicht wurden die Nebenwurzeln vor dem Streichen mit der Brause befeuchtet. Ich gebe im folgenden ganz kurz die Resultate wieder.

Zunächst wurden 13 Wurzeln mit Kork 50mal gestrichen. Es erschienen 4 positive und 6 negative Krümmungen; aber auch die positiven Reaktionen schlugen nach einiger Zeit in die entgegengesetzte Richtung um. Ich kam auf die Vermutung, die negativen Krümmungen könnten traumatotropischer Natur sein und setzte die Streichzahl herab. Der Erfolg entsprach den Erwartungen. Von 31 Keimlingen, die 10–20mal gerieben wurden, gaben 13 positive Krümmungen; negative Reaktionen blieben aus.

Da die Wurzeln bei häufigem Streichen mit Kork offenbar geschädigt werden, so empfahl es sich überhaupt, mit einem anderen Reizmittel zu arbeiten. Ich stellte daher eine Vergleichsserie an, bei der ein feiner Marderpinsel verwendet wurde. Gerieben wurde 50mal. Von 18 Individuen reagierten 8, also beinahe die Hälfte. Reizung mit Gelatine war bei 7 Wurzeln von keinem Erfolg begleitet.

In den Seitenwurzeln von *Phaseolus multiflorus* haben wir also Organe kennen gelernt, die zweifellos auf Kontakt reagieren. Diese Tatsache spricht dafür, daß auch bei den Keimwurzeln ein gewisses Maß von haptotropischer Sensibilität vorhanden ist, und daß es vielleicht zum Teil an den Versuchsbedingungen liegt, wenn diese

nicht zum Ausdruck kommt. Es ist ja bekannt, wie vorsichtig man mit Wurzeln bei physiologischen Versuchen arbeiten muß, und wie leicht der Erfolg durch äußere Faktoren gehemmt werden kann. Immerhin aber ist soviel sicher, daß sie sich hinsichtlich ihrer Kontaktempfindlichkeit nicht mit den Keimsprossen vergleichen lassen.

Kap. XII. Allgemeine Betrachtungen zum ersten Teil.

Nachdem in den vorstehenden Kapiteln der Reizvorgang nach den verschiedensten Richtungen analysiert worden ist, dürfte es sich empfehlen, hier zusammenfassend einige allgemeinere Gesichtspunkte hervorzuheben, strittige Probleme zu erörtern und auf verschiedene noch erklärungsbedürftige Fragen hinzuweisen.

1. Allgemeiner Krümmungsverlauf.

Hinsichtlich des allgemeinen Krümmungsverlaufs zeigen die haptotropischen Reaktionen der Keimlinge anderen Tropismen gegenüber keine besonderen Abweichungen. Bemerkenswert ist nur die kurze Reaktionszeit, doch stimmen ja in dieser Hinsicht die Ranken mit den Keimlingen überein. Der Krümmungsvorgang steht im engsten Zusammenhang mit der Wachstumsverteilung. Wird der Keimling total gereizt, dann setzt die erste Krümmung stets in der maximalen Wachstumszone ein, und greift von da aus auf die übrigen wachsenden Partien über, die sich in dem Maße an der Reaktion beteiligen, als sie noch streckungsfähig sind. Während die Krümmung anfänglich positiv, d. h. der Reizrichtung zugewendet ist, führt die Gegenreaktion häufig zu negativen Überkrümmungen, deren Wesen, wie am Schluß des Kap. I auseinandergesetzt wurde, noch nicht geklärt ist.

2. Das Webersche Gesetz.

Schon die Versuche, in denen Vergleichsserien mit verschiedener Streichzahl (1, 5, 10, 20, 50 und 100) gereizt wurden, gaben einen Hinweis auf die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes (Kap. II). Es zeigte sich, daß ein weiterer Reizzuwachs um so weniger Wirksamkeit besitzt, je höher die Streichzahl ist. Die Experimente litten aber — abgesehen von der ungenauen Dosierung — an dem Übelstande, daß sich die Individuen einer einzelnen Serie selbst

verschieden verhalten, und daß daher die mittleren Ausschläge miteinander verglichen werden mußten. Schönere und klarere Resultate gab die Methode der alternierenden Reizung, in denen die Unterschiedsempfindlichkeit als Maßstab benutzt wurde. Wird ein Keimling auf beiden Flanken gleich oft gestrichen, so bleibt eine Reaktion aus. Ändert man nun das Verhältnis der Streichzahlen stufenweise, dann tritt von einem gewissen Punkte an eine Reaktion ein, die im Sinne der stärkeren Streichzahl gerichtet ist. Natürlich war es, wie bei den vorhergehenden Versuchen, auch hier notwendig, die individuellen Schwankungen auszuschalten und mit größeren Serien zu arbeiten. Als Maß für die Unterschiedsempfindlichkeit wurde die Menge der Individuen gewählt, die eine Reaktion ergaben. Wesentlich ist nun und beweisend für die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes, daß diese Menge (in Prozent) gleich ist, wenn der relative Unterschied der Streichzahlen konstant gehalten wird, oder daß — was auf dasselbe hinausläuft — die Empfindlichkeit für absolut gleiche Unterschiede um so geringer wird, je höher die Streichzahlen ansteigen. Wir haben hier also ganz ähnliche Verhältnisse wie beim menschlichen Tastsinn. Auch hier ist der relative Reizzuwachs für den Erfolg entscheidend; das Übergewicht z. B., das gerade eine deutliche Unterschiedsempfindung auslösen soll, muß zu dem bereits vorhandenen in einem konstanten Verhältnis stehen (1 : 30 bei sehr empfindlichen Personen, sonst etwa 1 : 3). Bei unserem pflanzlichen Versuchsobjekt erfolgten noch bei einem Reizzuwachs von 1 : 10 bei einem Teile der Individuen deutliche Reaktionen.

Schon auf dem Gebiet der menschlichen Physiologie hat sich gezeigt, daß das Webersche Gesetz bei intensiver Reizung nicht mehr zutrifft, weil dann Abstumpfung eintritt und die Empfindlichkeit herabgesetzt wird. Dieselbe Erscheinung wurde auch beim pflanzlichen Phototropismus beobachtet, und sie tritt auch, wie unsere Versuche ergeben haben, beim Haptotropismus zutage.

3. Die Verteilung der Empfindlichkeit und die Reizleitungsvorgänge.

Die Versuche mit lokalisierter Reizung führten zu der Erkenntnis, daß alle Zonen des Keimstengels — und dasselbe gilt auch von der Koleoptile der Gräser —, soweit sie noch wachstumsfähig sind, den Reiz zu perzipieren vermögen. Aber selbst bei

ausgewachsenen Partien konnte, sofern ihnen Reizleitungsvermögen zukam, Sensibilität nachgewiesen werden. Die Tatsache berechtigt uns zu dem Schluß, daß aus dem Nichteintreten von Krümmungen nie auf mangelnde Perzeptionsfähigkeit geschlossen werden kann. Wir stoßen hier auf dieselben Schwierigkeiten wie bei der Aufgabe, für die Höhe der Empfindlichkeit in verschiedenen Stengelzonen ein Maß zu finden. Denn als wesentliche Handhabe für die Beurteilung dient uns der Ausfall der Reaktion, der Reizerfolg, und dieser ist nicht nur vom Perzeptions-, sondern auch vom Reaktionsvermögen abhängig. Dieses letztere ist aber im wesentlichen eine Funktion der Wachstumsgeschwindigkeit. Bloß dann, wenn die lokale Reizung einer langsam wachsenden Zone wirksamer ist, als die der Region des maximalen Zuwachses, oder wenn bei totaler Reizung die erste Krümmung an einer weniger reaktionsfähigen Zone zutage tritt, bloß dann können wir mit Sicherheit auf erhöhte Sensibilität schließen. Solchermaßen aber verhalten sich die Gramineen bei geotropischer oder heliotropischer Reizung. In unseren Experimenten dagegen sind derartige Erscheinungen kaum zutage getreten, es sei denn beim *Avena*-Typus, wo die Zahl der Reaktionen mit dem Fortschreiten nach der Koleoptilenbasis mitunter zunahm. Sonst ergab sich stets die Beziehung, daß lokale Reizung einen um so größeren Erfolg hatte, je enger sie an die maximale Wachstumszone gekettet war. Deswegen ist es auch nicht ganz einwandfrei und durch weitere Versuche — wenn dies möglich ist — erst näher zu erweisen, wenn wir z. B. beim *Panicum*-Typus sagten, daß die Empfindlichkeit von der Koleoptilenspitze bis zur Hypokotylspitze zu- und von da an wieder abnimmt.

Soviel läßt sich aber doch aus den Experimenten folgern, daß die Empfindlichkeit für Kontaktreize bei unseren Keimlingen weiter und gleichmäßiger über den Stengel verbreitet ist, als bei anderen Tropismen; und ich möchte die Vermutung aussprechen, daß wir hier das primitivere Verhalten vor uns haben. Denn zumeist hat dort, wo eine strenge Lokalisierung der Sensibilität nachweisbar ist, diese Erscheinung den Charakter einer Anpassung. So ist es vom Zweckmäßigkeitsstandpunkte aus durchaus zu verstehen, wenn bei *Panicum* bloß die Koleoptile für Licht empfindlich ist oder bei Wurzeln die hydrotropische Sensibilität in die Wurzelspitze verlegt wurde. Auch für die Kontaktreizbarkeit sind schon solche Fälle von Lokalisation bekannt geworden. Ich erinnere nur an die Tentakeln von *Drosera*, während bei den nur einseits aufroll-

baren Ranken bloß das Reaktionsvermögen verloren gegangen ist (18).

Weiterhin boten uns die Experimente mit lokalisierter Reizung Anlaß, die Reizleitungsvorgänge näher zu studieren. Wir fanden, daß bei vielen Keimlingen die Erregung sowohl von der Spitze nach unten als auch in umgekehrter Richtung fortgeleitet wird. Eine Bevorzugung basipetaler Fortpflanzung findet also nicht statt. Auch hierin unterscheidet sich der Haptotropismus der Keimlinge von anderen Tropismen. Rothert hat in seiner bekannten Arbeit über Phototropismus keine akropetale Leitung feststellen können. Dagegen hat neuerdings v. Guttenberg (19) aus Versuchen, bei denen Haferkeimlinge an der Spitze und der Basis gegensinnig gereizt wurden, auf eine Übertragung der Lichtreizung in akropetaler Richtung geschlossen. Das ist aber für den Phototropismus der einzige Fall, und man könnte versucht sein, auch hier wieder eine biologische Deutung heranzuziehen. Die Aufgabe des Phototropismus ist es, die Spitze des Keimlings in die günstigste Lichtlage zu bringen, und deswegen sind im allgemeinen zwar basipetale, nicht aber akropetale Leitungsvorgänge angebracht. Auch hier haben wir offenbar eine Anpassung vor uns, und das Verhalten der Keimlinge gegen Kontaktreize würde danach die primitivere Stufe darstellen.

Eine Erscheinung ist allerdings recht seltsam, daß nämlich die Reizleitungen bei unseren Objekten über beträchtlichere Strecken erfolgen als bei den Ranken. Hierfür werden wir im zweiten Teil noch auffallendere Beispiele finden. Bei manchen Ranken entsteht bei lokaler Reizung eine ziemlich auffallende Ecke (17), im günstigsten Falle schreitet die Krümmung ca. 1 cm nach beiden Seiten fort. Bei unseren Keimlingen dagegen sind Leitungen von mehreren Zentimetern keine Seltenheit, und bei manchen Freilandpflanzen kommen sogar solche von 1 dm vor. Das sind Erscheinungen, wie sie für Tropismen nur selten nachgewiesen worden sind; hierher gehören z. B. die phototropischen Leitungen bei *Brodiaea congesta* (14). Größere Strecken noch treten freilich beim Wundreiz und bei der Seismonastie auf (18).

Die Reizleitungsvorgänge ermöglichen es, daß die Reizung einer nicht mehr reaktionsfähigen Stengelzone von Erfolg begleitet sein kann. Es kommt hier also zu einer Trennung von Reaktionszone und Perzeptionszone. Diese Scheidung beruht aber in dem Falle nicht etwa auf einer funktionellen Anpassung wie bei manchen

phototropischen Keimlingen *(Panicum)*, sondern sie ist lediglich eine Folge davon, daß tiefer liegende Stengelregionen infolge der Sistierung des Wachstums ihre Reaktionsfähigkeit verloren haben, ohne daß gleichzeitig die Sensibilität erloschen ist. Vielleicht wird eine eingehende Analyse anderer Tropismen ähnliche Erscheinungen zutage fördern. Ein Beispiel derart ist schon bekannt; Newcombe hat nämlich nachgewiesen, daß manche Wurzeln auch dann rheotropische Krümmungen in der Wachstumszone ausführen, wenn eine darüber befindliche schon ausgewachsene Region der Wurzel gereizt wird.

Nicht näher untersucht wurde die Reizleitungsgeschwindigkeit. Eine untere Grenze dafür bietet das allmähliche Hinausgreifen der Reaktion über die Perzeptionszone. Bei einem Keimling von *Ricinus* kann nach 40 Minuten die Krümmung 5 cm unter die geriebene Zone hinabgewandert sein. In Wirklichkeit ist natürlich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wesentlich kürzer, da sich nach Zuleitung der Erregung noch innere Prozesse abspielen, ehe es zu einem äußeren Reizerfolg kommt. Anhaltspunkte dafür boten uns die Versuche mit dekapitierten Keimlingen. Wird ein *Agrostemma*-Keimling an der Spitze lokal gereizt und dann derartig dekapitiert, daß ein 1 cm langes Stück unterhalb der Perzeptionszone entfernt wird, so tritt bei zahlreichen Keimlingen noch eine Reaktion ein, wenn zwischen der Reizung und der Dekapitierung eine Zeit von 1 Minute verstrichen ist. Es muß also der Reiz in 1 Minute 1 cm geleitet worden sein. Aber wir haben vorläufig noch keine Gewähr dafür, wie weit dieser Wert der Wirklichkeit nahekommt; er könnte in Wahrheit noch weit tiefer liegen. Trotzdem ist er im Vergleich zu anderen Tropismen recht gering. Die Werte, die Fitting (17, 18) für Ranken gewonnen hat, lassen sich damit nicht vergleichen, da sie sich auf Querleitung beziehen.

4. Das Wesen des Kontaktreizes.

Die Versuche mit Gelatinestäbchen und Wasserstrahl haben zu prinzipiell wichtigen Feststellungen geführt. Es hat sich nämlich gezeigt, daß die Reizbedingungen, die Pfeffer (42) für die Ranken ermittelte, für die Keimlinge nicht in gleicher Weise zutreffen. Hier werden auch dann Krümmungen ausgelöst, wenn die Herstellung eines steilen Druckgefälles durch die Anwendung eines flüssigen Mediums oder feuchter Gelatine, die sich in dieser Be-

ziehung gleich verhält, vermieden wird. Damit ist aber eine weitere Schranke zwischen Erschütterungs- und Kontaktreizbarkeit gefallen. So leicht sich die extremen Typen, etwa *Mimosa* und Ranken, voneinander abgrenzen lassen, so sehr verwischt sich die Schärfe der Gegensätze, wenn man die Bindeglieder bei der Betrachtung berücksichtigt. Darüber finden sich vor allem bei Jost (25) zahlreiche Angaben zusammengestellt. Wir wollen hier in aller Kürze auf die wichtigsten Punkte eingehen, und zu dem Zweck zunächst einmal den *Mimosa*-Typus dem Rankentypus in einer Tabelle gegenüberstellen.

	Mimosa-Typus.	Rankentypus.
1.	Die Reaktion ist nastisch.	Die Reaktion ist tropistisch.
2.	Die Reaktion erfolgt durch Turgoränderung.	Die Reaktion erfolgt durch Wachstum.
3.	Einmaliger Stoß genügt und führt zur vollen Amplitude.	Oft mehrmalige Reizung erforderlich; bei verschieden häufiger Streichung abgestufte Reaktionsbilder.
4.	Gelatine und Wasserstrahl wirksam.	Gelatine und Wasserstrahl nicht wirksam.

Hierzu ist folgendes zu bemerken:

Ad 1. Daß die Reaktion in einem Fall nastisch, im anderen tropistisch ist, berührt die Sensibilität an sich nicht. Außerdem gibt es verschiedene Übergangsstufen. Manche erschütterungsreizbare Staubfäden reagieren tropistisch; die Drüsenhaare von *Drosera* bei direkter Reizung nastisch, bei zugeleiteter tropistisch.

Ad 2. Auch die Art, wie die Reaktion erfolgt, die Krümmungsmechanik, hat mit den sensorischen Prozessen direkt nichts zu tun. Ferner fügen sich auch nicht alle Objekte diesem Schema (z. B. *Dionaea*).

Ad 3. Schon bei *Mimosa* kann unter bestimmten Bedingungen, bei jungen Blättern und bei narkotisierten Pflanzen eine abgestufte Reaktion erfolgen derart, daß wiederholte Stöße zu einer Steigerung des Ausschlags führen. Diese Reaktionsweise ist für manche, weniger stark seismonastische Arten sogar charakteristisch. Es wäre eine dankbare Aufgabe, diese Frage von breiterer Basis aus zu untersuchen und zu ermitteln, ob es allgemein bei hochgradig erschütterungsreizbaren Objekten möglich ist, durch Veränderung der Außenbedingungen (Herabsetzung der Temperatur, Narkose usw.)

dieselben Erscheinungen zu erzielen, denen wir bei unseren Keimlingen begegnet sind.

Ad 4. Der letzte Punkt ist der wichtigste und zugleich derjenige, der den Unterschied zwischen Seismonastie und Haptotropismus am treffendsten kennzeichnet; er galt auch ohne Einschränkung, bis van der Wolk zeigte, daß *Avena*-Keimlinge auch mit Gelatinestäbchen zu Krümmungen veranlaßt werden können. Daß dies aber keineswegs eine vereinzelte Ausnahme ist, haben unsere Experimente mit Deutlichkeit ergeben, wobei allerdings sofort hinzuzufügen ist, daß der Reaktionserfolg immer ganz beträchtlich geringer war, als wenn mit einem rauhen Gegenstand gereizt wurde. Also auch hier ein Verwischen der Gegensätze! Die Keimlinge zeigen gleichzeitig die Erscheinungen des Haptotropismus und der Kontaktreizbarkeit. Man könnte hier freilich einen Einwand machen. Man könnte die Ansicht verfechten, daß es sich um eine zufällige Koinzidenz handelte, daß die Reaktionen, die auf Streichen mit Korkstäbchen eintreten, als Folgen des Haptotropismus, die bei Reizung mit Gelatinestäbchen und Wasserstrahl erfolgenden Krümmungen als Ausfluß der Erschütterungsreizbarkeit zu betrachten seien; sie wären dann aber nicht seismonastisch, sondern seismotropistisch; das bildete aber an sich keine Schwierigkeit, weil es ja an den inneren Strukturen, an den „Systembedingungen“ liegt, ob der Reaktionserfolg sich in einer Nastie oder einem Tropismus äußert. Es dürfte in Wirklichkeit schwer fallen, hierüber Sicherheit zu erlangen. Wenn es gelänge, durch Änderung der äußeren Bedingungen (Narkose usw.) den einen Vorgang zu unterdrücken, während der andere bestehen bleibt, oder wenn es möglich wäre, unterschwellige seismische und tropistische Reize zu summieren, dann kämen wir einen Schritt weiter in dieser Frage. Vorläufig möchte ich aber an dem Standpunkte festhalten, daß es sich bei den Keimlingen um dieselbe Sensibilität handelt. So sehr es ja vom Gesichtspunkte der Klarheit aus verständlich ist, wenn man danach trachtet, Prozesse fein säuberlich zu unterscheiden und in ein Schema zu bringen, so sehr ist es vom phylogenetischen Standpunkte aus zu begrüßen, wenn man gegenseitige Beziehungen und Übergänge aufdeckt. Und so darf man denn auch nicht daran Anstoß nehmen, wenn sich die Keimlinge dem Rankentypus nicht fügen; dann stellt sich allerdings sofort die Aufgabe ein, für das verschiedene Verhalten einleuchtende Ursachen zu finden. Man könnte daran denken, daß bei den Ranken vielleicht bloß die

Epidermis empfindlich ist, während bei den Keimlingen auch die inneren Gewebeschichten sensibel sind. Es ist ja begreiflich, daß einem Wasserstrahl, der mit ziemlicher Heftigkeit anprallt, eine größere Tiefenwirkung zukommt, als dem leichten Streichen. Dagegen sprechen aber die Versuche mit Gelatinestäbchen, denn wir haben gesehen, daß bei *Agrostemma* schon einmaliges leichtes Streichen bei zahlreichen Individuen deutliche Reaktionen bedingt, und offenbar ist hier die Deformation geringer, als wenn Korkstäbchen angewendet werden. Es wäre auch möglich, daß bei den Keimlingen erst indirekt durch innere Strukturen ein Druckgefälle hergestellt wird, daß irgendwelche Vorrichtungen vorhanden sind, welche die Deformation nach einer bestimmten Richtung leiten. Diesem Zwecke dienen bei den Ranken bekanntlich die Fühltüpfel. Solche Bildungen sind bei Keimlingen bisher nicht beobachtet worden und, da sie offenbar eine Anpassungserscheinung darstellen, eigentlich auch nicht zu erwarten. Doch könnten möglicherweise andere Strukturen, ohne besonders dafür geschaffen zu sein, nach derselben Richtung wirken. Merkwürdig wäre dann freilich, daß sie allgemein bei den Ranken fehlen sollten. Sie müßten hier aus biologischen Gründen verloren gegangen sein. Wir stehen hier noch vor lauter Rätseln.

Ebenso wie zwischen Haptotropismus und Seismonastie ergeben sich aus unseren Versuchen auch Beziehungen zwischen Hapto- und Rheotropismus. Darüber ist schon in Kap. VII einiges gesagt worden. Es wurde darauf hingedeutet, daß über das wirksame Agens beim Rheotropismus noch keine einheitliche Auffassung besteht. Juel läßt die Frage unentschieden; er sagt (26): „Weil also in diesem Fall (bei den Ranken) der Druck einer Flüssigkeit und derjenige eines festen Körpers gar nicht dieselbe Wirkung haben, so dürfen wir nicht ohne weiteres annehmen, daß bei der rheotropischen Krümmung die Reizursache der Druck des Wasserstromes ist. Jedoch ist daran zu erinnern, daß der Thigmotropismus der Ranken nicht auf eine allgemeine Zelleigenschaft, sondern auf eine spezifische Eigentümlichkeit dieser Organe zurückzuführen ist. Die Wachstumszone der Wurzel besitzt zwar, wie die Ranken, thigmotropische Reizbarkeit, aber es ist nicht a priori sicher, daß diese ganz denselben Gesetzen folgt, wie diejenige der Ranken." Newcombe gelangte dann auf Grund der in Kap. VII erwähnten Experimente zu der Überzeugung, daß der Wasserdruck als solcher beim Rheotropismus das maßgebende ist und daß Rheo- und

Haptotropismus eng zusammengehören. Bedeutungsvoll für uns ist, daß die Wurzeln auch dann rheotropische Krümmungen ergaben, wenn sie nach Art unserer Keimlinge mit einem feinen Wasserstrahl lokal gereizt wurden. Das reziproke Experiment, nämlich Keimlinge mit der gewöhnlich beim Rheotropismus angewendeten Versuchsanordnung zu Reaktionen zu veranlassen, ist bisher nur bei Keimsprossen von *Vaccaria* geglückt, vielleicht bloß deshalb, weil die angewendete Strömungsgeschwindigkeit zu gering war. Aber die Versuche mit Wasserstrahl sind bei fast allen Objekten positiv ausgefallen. Wir können danach hinsichtlich des Verhaltens drei Stufen unterscheiden:

1. Hoch empfindlich gegen Wasserstrom, wenig empfindlich gegen „Kitzelreize": Wurzeln.
2. Wenig empfindlich gegen Wasserstrom, hoch empfindlich gegen Kitzelreize: Keimsprosse.
3. Unempfindlich gegen Wasserstrom, sehr hoch empfindlich gegen Kitzelreize: Ranken.

Wir sehen also, die Empfindlichkeit für einen Wasserstrom und für Kitzelreize gehen einander nicht proportional; daraus folgt aber nicht ohne weiteres, daß die Sensibilitäten wesentlich verschieden sind, es könnte sich auch lediglich um sekundär eingetretene Modifikationen handeln, wie solche in der tierischen Physiologie, besonders beim Gesichtssinn, reichlich bekannt geworden sind. Ja man könnte sogar — ebenso wie bei der Seismonastie — die Ansicht verfechten, daß bloß der reizperzipierende Apparat verschieden konstruiert ist, und daß dadurch verschiedene Sinnesqualitäten vorgetäuscht werden. Das Gemeinsame aller drei Erscheinungsgebiete läge dann darin, daß irgendwie ein Druck auf die pflanzlichen Gewebe ausgeübt wird, der im Innern zu Zerrungen und Deformationen führt. Bei den typischen Fällen der Seismonastie ist es gleichgültig, welcher Art dieser Druck ist und von welcher Richtung er kommt. Beim Rheotropismus ist gleichmäßiger Druck, der von der einen Seite geboten wird und lange andauert, am wirksamsten. Bei den typischen Fällen von Kontaktreizbarkeit (Haptotropismus) endlich ist das Druckgefälle an benachbarten Punkten das Entscheidende. Alle drei Kategorien sind aber durch Übergangsglieder verbunden und stellen wohl bloß die Endpunkte bestimmter Entwicklungslinien dar.

II. Teil.
Experimente mit älteren Gewächshaus- und Freilandpflanzen.

Wir haben im ersten Teil die Erscheinungen der Kontaktreizbarkeit nach verschiedenen Richtungen analysiert und gehen nun dazu über, die Verbreitung dieser Sensibilität über das Pflanzenreich festzustellen.

Als Untersuchungsmaterial diente mir der Bestand des Leipziger botanischen Gartens und der Gewächshäuser. Leider war der Sommer 1915 für meine Untersuchungen nicht günstig. Infolge der großen Trockenheit blieb ein großer Teil der einjährigen Gewächse überhaupt aus, und viele Pflanzen zeigten nur ein kümmerliches Gedeihen. Ich zweifle daher nicht daran, daß unter günstigeren Bedingungen noch weit bessere Erfolge hätten erzielt werden können.

Die Reizung erfolgte, wo nichts anderes angegeben ist, derart, daß das betreffende Pflanzenorgan mit einem etwas rauhen Holzstäbchen 50 mal hin- und hergerieben wurde. Daneben kamen, wie im ersten Teil, Gelatinestäbchen und Wasserstrahl zur Verwendung. Die Ablesung erfolgte während 24 Stunden, gewöhnlich nach 3^h, 6^h, 9^h, 12^h und 24^h.

Die Experimente erstreckten sich zum größten Teil auf Phanerogamen, Kryptogamen wurden nur nebenbei zur Ergänzung herangezogen. Die Phanerogamen sind im folgenden nicht in systematische, sondern in ökologische Gruppen gegliedert: nichtkletternde Pflanzen, Schlingpflanzen, Rankenpflanzen usw. Denn für uns handelt es sich besonders darum, festzustellen, ob sich die Kontaktreizbarkeit durch Anpassung an bestimmte Lebensaufgaben gewandelt hat.

Zu dem Zwecke war es natürlich erforderlich, möglichst viele Pflanzenarten zu untersuchen, d. h. in die Breite zu arbeiten. Es kann aber hier nicht unsere Aufgabe sein, das Ergebnis jedes Einzelversuches zu berichten, sondern es soll bloß ein zusammenfassender Überblick über die Resultate gegeben werden. Die Angaben des zweiten Teiles stützen sich, wie übrigens auch die des ersten, auf gegen 800 Einzelserien. Wo es nötig erschien, wurden Kontrollserien angestellt. Die Zahl der Objekte betrug in jedem Experimente etwa 10.

Die Artangaben stützen sich auf die Etiketten des botanischen Gartens. Bei der großen Zahl der behandelten Spezies war es mir natürlich nicht möglich, die Bestimmungen nachzukontrollieren.

Kap. XIII. Nichtkletternde Blütenpflanzen (exkl. Insektivoren).

An erster Stelle seien hier die nichtkletternden Blütenpflanzen behandelt, also die, welche nicht darauf angewiesen sind, sich in irgendwelcher Weise an der Stütze festzuhalten. Ausgeschlossen sind dabei die Insektivoren, die aus anderen Gründen Greiforgane gebildet haben.

Untersucht wurden hauptsächlich Blattstiele, Laubsproß- und Infloreszenzachsen und Blütenstiele. Die Experimente erstreckten sich auf weit über 100 Arten, die nur für eventuelle Nachprüfungen im Anhang namhaft gemacht werden. Die Versuchsobjekte wurden mit Absicht aus den verschiedensten Pflanzenfamilien herausgegriffen.

Wie bei den etiolierten Keimlingen, so ergaben sich auch hier deutliche Beziehungen zwischen der Beschaffenheit der gereizten Organe und dem Ausfall der Reaktionen. Raschwüchsige, nicht zu derb gebaute Arten lieferten die besten Ergebnisse. Natürlich gilt das nur allgemein. Neben der morphologischen Struktur kommt ja immer als wesentliches Moment die Sensibilität in Betracht, und diese beiden Faktoren sind ja keineswegs immer korrelativ miteinander verknüpft, besonders dann nicht, wenn eine Fähigkeit, wie dies hier der Fall ist, noch gar nicht ökologisch ausgewertet wird.

Am auffälligsten waren die Beziehungen zwischen der Behaarung und dem Reaktionsvermögen. Die meisten negativen Resultate gaben ganz allgemein, welches Organ auch gereizt wurde, glatte Arten. Das ist aus Tab. XXXIX zu ersehen, in der die Versuche übersichtlich zusammengestellt sind. Das Verhältnis der glatten Arten zu den behaarten ist im nichtreagierenden Anteil 51 : 66, im reagierenden 8 : 43, also eine ganz gewaltige Verschiebung. Glatte Laubsproßachsen und Blütenstiele gaben nie haptotropische Reaktionen. Wohl aber kamen solche Fälle bei den Blattstielen und Infloreszenzachsen vor, und das bemerkenswerteste Beispiel derart sind die Köpfchenstiele von *Silphium Hornemanni*. Obwohl diese nämlich ziemlich dick sind, so reagierte doch über

die Hälfte; die Krümmungen waren ziemlich stark und blieben auch dann nicht aus, wenn Gelatinestäbchen angewendet wurden.

Auf die reizverstärkende Wirkung der Haare wurde schon von der verschiedensten Seite hingewiesen (vgl. vor allem 20). Brown und Sharp fanden (6), daß bei *Dionaea* die Schließbewegung durch einen Wasserstrom bloß dann veranlaßt werden kann, wenn eines von den großen Haaren getroffen wird. Erwähnung verdient, daß für den menschlichen Tastsinn genau dieselben Gesichtspunkte gelten. So schreibt Thunberg (52): „Die Haare wirken . . . in zweifacher Weise erniedrigend auf die Schwelle. Wenn ein Gewicht auf die Hand niedergesetzt wird, bewirken die Haare eine Verminderung der Fläche, mit welcher das Gewicht die Haut berührt; wodurch der Druck des Gewichts pro Flächeneinheit also vergrößert wird. Andererseits müssen sie auch, da sie meistens schief stehen, gegenüber aufgelegten Gewichten wie Hebel wirken. Nach dem Rasieren werden die Schwellen ausnahmslos höher.“ Hierzu kommt dann noch, daß durch die Behaarung ein gleichmäßiger Druck in ein von Punkt zu Punkt wechselndes Druckgefälle umgesetzt und dadurch die „Kitzelwirkung“ verstärkt wird.

Tabelle XXXIX.

Gereiztes Organ	Zahl der untersuchten Spezies	Es haben nicht reagiert			Es haben reagiert			
		glatte Spezies	behaarte Spezies	insgesamt	glatte Spezies	behaarte Spezies	insgesamt	dasselbe in %
Blattstiel	66	19	26	45	3	18	21	32
Laubsproßachse . . .	32	7	15	22	0	10	10	31
Infloreszenzachse . .	34	12	9	21	5	8	13	38
Blütenstiel	36	13	16	29	0	7	7	19
	168	51	66	117	8	43	51	30

Die letzte Spalte unserer Tabelle zeigt nun, daß im Mittel etwa $^1/_3$ aller Versuche von Erfolg begleitet gewesen ist; das ist ein Prozentsatz, den man im voraus wohl nicht erwartet hätte. Allerdings fand bei der Wahl der Objekte eine bestimmte Auslese statt. Verholzte Organe und solche, die über 5 mm Durchmesser besaßen, wurden zu Versuchen nicht verwendet. Vielmehr wurden solche Arten ausgewählt, die auf Grund ihrer äußeren Merkmale einen günstigen Erfolg versprachen. Diese Einschränkung betrifft

aber nur die Reaktionsfähigkeit, nicht die Sensibilität selbst. Wenn also bei einem planlosen Herausgreifen der Versuchsobjekte der Erfolg geringer gewesen wäre, dann würde dies für die Verbreitung der Sensibilität nichts beweisen.

Betrachten wir uns nun den Reaktionsvorgang etwas näher. Naturgemäß war die Wirkung der haptotropischen Reizung lange nicht so bedeutend, wie bei den etiolierten Keimlingen. Dies äußert sich zunächst einmal darin, daß meist nur der kleinere Teil aller gereizten Organe reagiert. 50—100 % einer Serie krümmten sich bloß bei den Blattstielen von *Apium graveolens*, *Heuchera caulescens* und *Oxalis latifolia*, bei den Laubsprossen von *Achimenes longiflora*, *Isoloma hirsutum*, *Plectranthus glaucocalyx*, *Sinningia tubiflora* und *Syringa vulgaris*, bei den Infloreszenzen von *Armeria vulgaris*, *Oxalis valdiviensis* und *Silphium Hornemanni* und bei den Blütenstielen von *Isoloma hirsutum* und *Pelargonium zonale*. Das sind mit zwei Ausnahmen mehr oder minder stark behaarte Organe.

Ferner erschien den Keimlingen gegenüber die Reaktionszeit erheblich verlängert. Hier nur einige Werte:

ca. 2 Stunden: *Oxalis latifolia* (Blattstiele);
„ 3 „ : *Heuchera caulescens* (Blattstiele), *Oxalis valdiviensis* (Infloreszenzen), *Syringa vulgaris* (Sproß, junge Schößlinge!);
„ 4 „ : *Apium graveolens* (Blattstiele), *Achimenes longiflora* (Sproß);
„ 5 „ : *Silphium Hornemanni* (Infloreszenzen), *Pelargonium zonale* (Blütenstiele);
„ 6 „ : *Isoloma hirsutum* (Blütenstiele);
mehr als 6 „ : *Isoloma hirsutum* (Sproß), *Plectranthus glaucocalyx* (Sproß), *Armeria vulgaris* (Infloreszenzen).

Bei den weniger empfindlichen Objekten erschienen zahlreiche Krümmungen erst am nächsten Tage.

Das Ausmaß der Krümmungen war nicht sehr groß. Die Ablenkungen betrugen meist nur 5—10°, waren aber gewöhnlich, da eine längere Zone an der Reaktion teilnahm, deutlich kenntlich. Nur in den günstigsten Fällen, z. B. bei den Blattstielen von *Heuchera caulescens*, wurden Neigungen von 20—30° beobachtet. Nicht immer waren die Arten, welche die größte Zahl der Reaktionen aufwiesen, auch diejenigen, welche die besten Krümmungen lieferten.

So reagierten zwar alle gereizten Blattstiele von *Apium graveolens*, aber nur sehr schwach, während *Isoloma hirsutum* mit einer hohen Reaktionsziffer ein beträchtliches Krümmungsvermögen verband, obwohl die Sprosse dieser Pflanze zu den dicksten gehören, die überhaupt untersucht wurden. Einige Krümmungsstadien sind in Fig. 21—23 wiedergegeben. Zu Fig. 21 ist zu bemerken, daß der Blattstiel in der ungünstigsten Jahreszeit (Januar) in einem kalten Raume (10° C) gereizt wurde.



Fig. 21.
Pelargonium - Blatt.

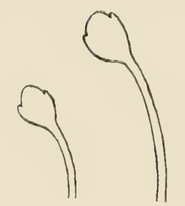


Fig. 22.
Zwei Blütenstiele von *Isoloma hirsutum* haptotropisch gekrümmt.

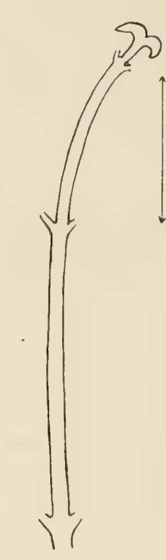


Fig. 23.
Sproß von *Isoloma hirsutum*, haptotropisch gekrümmt. (Blätter in der Zeichnung weggelassen.)

In der Mehrzahl der Fälle greift die Reaktion nicht über die gereizte Stelle hinaus. Wird beispielsweise der untere, fiederfreie Teil des Blattstieles von *Apium graveolens* gerieben, dann bleibt die obere Region gerade und wird bloß durch die Krümmung der Basis übergebogen. Bei manchen Sprossen jedoch (*Achimenes longiflora*, *Plectranthus glaucocalyx* und *Syringa vulgaris*) treten Reizleitungen auf, die auch an den Internodiengrenzen nicht halt machen und die basipetale Richtung deutlich bevorzugen. Die Fortpflanzung des Reizes kann 3 cm erreichen.

Wie schon erwähnt wurde, erscheinen bei *Silphium Hornemanni* Krümmungen auch dann, wenn mit Gelatinestäbchen gerieben wird. Das ist auch bei den behaarten Blattstielen von *Heuchera caulescens* und *Lupinus albus* der Fall. Um zu vermeiden, daß an den Haaren kleine Gelatinepartikelchen hängen blieben, wurde nach dem Reiben mit lauwarmem Wasser nachgespült, aber der Erfolg war derselbe.

Es wäre von Interesse gewesen festzustellen, ob, wenn ein Organ einer bestimmten Pflanzenart kontaktempfindlich ist, auch den übrigen Organen in der Regel dieselbe Eigenschaft zukommt, ob also eine Korrelation zwischen den verschiedenen Pflanzenteilen besteht. Da aber bei den Blütenteilen, Laubsprossen usw. meistens verschiedene Spezies untersucht wurden, so konnte diese Frage nicht in allgemeiner Weise entschieden werden. Fällen, wie *Pelargonium zonale*, wo sowohl die Blattstiele wie auch Infloreszenzen und Blütenstiele empfindlich sind, stehen solche gegenüber, wo bald bei dem einen, bald bei dem anderen Organ die Krümmungen ausbleiben. Dies kann allerdings an den Wachstumsverhältnissen und an dem morphologisch-anatomischen Aufbau der einzelnen Teile liegen. So scheint bei den Blütenstielen, wie aus dem geringen Prozentsatz der positiven Serien hervorgeht, eine besondere Erschwerung der haptotropischen Reaktionen vorhanden zu sein. Denn es ist nicht ohne weiteres einzusehen, warum diesen Gebilden eine geringere Sensibilität zukommen sollte, wo doch manche rankenartige Organe zweifellos aus Blütenstielen hervorgegangen sind.

Wie bei den Keimlingen, so verliefen auch bei den älteren Pflanzen die meisten Experimente mit Blattspreiten ergebnislos. Dies gilt sowohl von der flachen Lamina von *Melianthus maior* als auch von den walzenförmigen Blättern von *Scirpus prolifer* und *Allium Schoenoprasum.* Dagegen zeigten die im Querschnitt unregelmäßig prismatischen Primordialblätter von *Sarracenia flava* schwache haptotropische Reaktionen, ein Hinweis darauf, daß hier keine prinzipiellen Unterschiede bestehen. Und so wäre auch zweifellos bei Staubfäden und Griffeln, wenn ich mit ihnen experimentiert hätte, Haptotropismus zutage getreten. Dies ist um so eher zu erwarten, als die so überaus häufigen Reizbewegungen der Antheren (20) keineswegs alle rein seismonastischer Natur zu sein scheinen, sondern bemerkenswerte Übergänge zur Kontaktreizbarkeit zeigen. Aber ich mußte mir in dieser Beziehung Beschränkung auferlegen.

Auf eine Frage müssen wir hier aber wenigstens mit ein paar Worten noch näher eingehen. Zeigen die stark seismonastischen Arten den anderen gegenüber eine verstärkte Kontaktempfindlichkeit? Die Auseinandersetzungen des Kap. XII zeigen, warum gerade eine Entscheidung hierüber von besonderer Bedeutung wäre. Deswegen wurden auch bei den nichtkletternden Pflanzen eine große Menge typisch seismonastischer Arten mit herangezogen (s. Anhang). Die meisten Experimente bezogen sich auf Blattstiele. Von 16 Arten reagierten 5, das ist 31 %. Diese Zahl entspricht aber genau dem Durchschnitt der übrigen, und auch hinsichtlich der Krümmungsgröße war kein auffälliger Unterschied zu verzeichnen. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den Infloreszenzachsen und Blütenstielen. Von 9 Arten, die gerieben wurden, gaben nicht weniger als 6 positive Ergebnisse[1]). Aber die Experimente sind doch noch nicht zahlreich genug, als daß man gleich Verallgemeinerungen ziehen dürfte. Sollte es sich aber erweisen, daß hier kein Zufall vorliegt, dann würde damit ein weiterer Beleg für die engen Beziehungen zwischen Seismonastie und Haptotropismus gegeben sein.

Kap. XIV. Schlingpflanzen.

Die Frage nach der Kontaktreizbarkeit der Schlingpflanzen spielt in der Botanik seit langer Zeit eine große Rolle. Sie wird schon aufgegriffen in den beiden fast gleichzeitig erschienenen Arbeiten von Palm und von Hugo v. Mohl und ist seither bis in die neuere Zeit der Gegenstand lebhafter Diskussionen gewesen. Palm sprach bekanntlich den Schlingpflanzen die Empfindlichkeit für Berührungsreize ab, während v. Mohl gerade durch Kontaktreizbarkeit das Zustandekommen der Windungen zu erklären suchte. Mohls Beweisführung ist nicht gerade überzeugend, und so ist es begreiflich, wenn sich im weiteren Verlaufe eine Reihe von Forschern auf die Seite Palms stellten. Es waren dies zunächst Dutrochet, Darwin, de Vries, Schwendener und Baranetzki (11, 35, 40, 56, 49).

Darwin kam zu seiner ablehnenden Stellung auf Grund von zwei Versuchsreihen. Bei der einen wurden die windenden Sprosse mit einem Holzstäbchen gestrichen. „Ich rieb viele Schößlinge

1) Diese Versuche sind in der vorläufigen Mitteilung noch nicht berücksichtigt.

viel derber als notwendig ist, um in irgend einer Ranke oder im Blattstiel irgend eines Blattkletterers Bewegung anzuregen, aber ohne irgendwelche Wirkung“ (11). Die zweite Versuchsanordnung war die, daß Darwin dem Sprosse seitlich eine Holzgabel anlegte in der Erwartung, daß dieser sich nun nach der Flanke, von wo aus die Gabel eingeführt wurde, hinkrümmte. Aber auch hier blieb ein Erfolg aus. „Ich komme daher zu dem Schluß, daß windende Stämme nicht reizbar sind, und es ist allerdings auch nicht wahrscheinlich, daß sie es sein sollten, da die Natur überall mit ihren Mitteln haushält und Irritabilität überflüssig gewesen wäre.“

De Vries erweiterte diese Versuche dadurch, daß er vermittels einer besonderen Vorrichtung (Drehwage) dauernden Kontakt herstellte, aber im Gegensatz zu Darwin derart, daß die Stütze ständig der bei der Nutation hinten liegenden Flanke anlag. Wäre nun Reizbarkeit vorhanden, dann müßte, so folgert de Vries, ein Umschlingen in umgekehrter Richtung eintreten; davon war aber nichts zu bemerken. Diese Experimente wurden von Schwendener mit demselben Erfolge nachgemacht.

In einer ausführlichen Arbeit, die eine Literaturübersicht bis 1884 enthält, wendet sich nun Kohl gegen die negativen Resultate von Darwin und de Vries. Zusammenfassend sagt er (29): „Darwin rieb nutierende Sproßgipfel und band an andere eine leichte Holzgabel, ohne Windungen oder Krümmungen zu erhalten. Der erste Versuch entzieht sich unserer Beurteilung, weil wir nirgends erfahren, wo und wie Darwin die Pflanzen gerieben hat; der zweite Versuch konnte kein Resultat geben, weil zwei entgegengesetzte Flanken gleichzeitig gereizt wurden. Auch der Drehwagenversuch von de Vries und später Schwendener beweist nichts, weil 1. nicht konstant dieselbe Stelle gereizt wurde, 2. weil Schwendener unentwickelte Internodien reizte.“

Um nun der alten Auffassung von Mohl wieder zum Durchbruch zu verhelfen, führt Kohl die Ergebnisse von drei Experimenten an, die nach seiner Überzeugung eindeutig beweisend sind. Die beiden ersten sind schon von Ambronn wohl mit Recht als unzulänglich bezeichnet worden (1), und wir können sie daher hier übergehen. Das dritte dagegen verdient nähere Beachtung. Kohl sagt: „Auch durch anhaltendes leises Reiben oder Streichen einer Konvexseite, welches man z. B. von Sekunde zu Sekunde wiederholen kann, wandelt sich dieselbe stets und allmählich in eine konkave um; das gleiche gelingt durch Aufsetzen kleiner

Reiter von Glas oder Platindraht; im letzten Fall sah ich immer kleine, sattelförmige Einbiegungen im Stengel, und an der Stelle der größten Konkavität befanden sich die drückenden Gewichtchen, die, da sie meist nur Bruchteile von Milligramm betrugen, ausschließlich durch Berührung als Reiz und nicht mechanisch drückend oder biegend wirkten."

Auch gegen diesen dritten Beweis wendet sich Ambronn. Er äußert sich darüber folgendermaßen: „Auch durch anhaltendes leises Reiben oder Streichen der Konvexseite soll dieselbe so gereizt werden, daß sie zur konkaven wird. Das letztere tritt jedenfalls im Verlaufe eines Nutationsumlaufes einmal ein, wenn keine störenden Einflüsse mitwirken; dies ist aber eine Folge der Nutation und nicht des Reibens oder Streichens . . . . Jedenfalls müßte, wenn überhaupt eine Reizbarkeit vorhanden wäre, bei Berührung eines Papierstreifens von ca. 10 mm Länge während einer Zeit von 24 Stunden ganz sicher eine Krümmung auftreten; es zeigt sich aber, daß eine solche niemals auftrat." Die Versuche mit Reiterchen bezeichnet Ambronn als unverständlich.

An die Ambronnsche Kritik schloß sich später auch Wortmann an (61). Und von nun an blieb die Frage auf demselben Standpunkt stehen; die Berührungsempfindlichkeit gilt für widerlegt; die Palmsche Auffassung hatte gesiegt. Wenn auch noch über das Zustandekommen der Windungen die verschiedensten Ansichten bestehen, so scheidet doch die Kontaktreizbarkeit bei den Erklärungsversuchen aus. Das ist auch die Stellung, die Pfeffer (43) und Jost (25) in ihrer Physiologie einnehmen. Seit dem Erscheinen der Arbeit von Kohl sind, soweit ich die Literatur übersehe, keine Versuche mehr zugunsten des Haptotropismus der Schlingpflanzen angestellt worden[1]), dagegen führte in jüngster Zeit Miehe (33) neuerdings negative Daten an.

Nach diesem kurzen Überblick müssen wir uns die Frage stellen: Ist die Mohlsche Hypothese tatsächlich widerlegt, ist die Ambronnsche Kritik in allen Punkten zwingend, und sind die negativ verlaufenen Experimente von de Vries und anderen streng beweisend? Es ist nicht leicht, sich über diese Punkte Klarheit zu verschaffen. Auffallend ist, daß die Versuche von Kohl denen

1) Nachträglich kam mir eine Arbeit W. Brenners (Verh. d. naturf. Ges. Basel, XXIII, 1912) zu Gesicht, worin Kontaktreizbarkeit für *Tamus communis* nachgewiesen wird. Vgl. ferner die Angaben Figdors über *Asparagus*-Keimlinge. Anm. während der Drucklegung.

von Darwin gerade zuwiderlaufen. Und doch drücken sich beide Autoren ganz bestimmt aus, keineswegs einschränkend. Ambronn stellt sich auf die Seite Darwins, indem er behauptet, das, was Kohl als haptotropische Krümmungen bezeichnete, seien bloß Nutationen gewesen. Beweisen kann Ambronn seinen Einwand nicht, aber ebensowenig läßt er sich widerlegen, da die Angaben, die Kohl macht, tatsächlich viel zu knapp sind. Er sagt nichts darüber, wann die Krümmungen aufgetreten sind, wie stark sie waren und ob Kontrollversuche angestellt wurden, um Verwechslungen mit Nutationen auszuschließen. Trotzdem möchte ich auf Grund meiner eigenen Versuche annehmen, daß die Krümmungen, die Kohl beobachtete, mindestens zum Teil wirklich haptotropische Reaktionen waren. Es muß dann aber der Widerspruch zwischen Darwin und Kohl aufgeklärt werden. Vielleicht liegt die Lösung darin, daß Darwin und Kohl mit verschiedenen Arten gearbeitet haben. Leider ist weder aus den Angaben Darwins noch aus denen Kohls klar zu ersehen, auf welche Formen sich ihre Versuche erstreckten. Auch über das Alter der gereizten Internodien werden keine näheren Mitteilungen gemacht. Vielleicht hat Darwin auch nicht lange genug beobachtet und sich durch die Störungen, die vielfach durch die Nutationen hervorgerufen werden, zu seinem skeptischen Standpunkt verleiten lassen. Nimmt man an, daß eine Art sehr stark nutiert, und daß sich die Umläufe in ziemlich kurzer Zeit — 3–6 Stunden — abspielen, dann werden die Kontaktkrümmungen nie rein zum Ausdruck kommen können. Ist zudem die haptotropische Sensibilität gering, dann wird man — je nachdem man die konkave oder die konvexe Seite des Nutationsbogens reibt — höchstens eine Verstärkung oder eine Schwächung der Krümmung erzielen können. Eine solche Art ist z. B. *Akebia quinata*, auf die Miehe seine negativen Aussagen stützt. Diese Betrachtung gilt in gleicher Weise für vorübergehendes Reiben als auch für Versuche mit dauerndem Kontakt. Infolgedessen kann man auch aus den Versuchen mit der Holzgabel — wenn wir von dem Kohlschen Einwande ganz absehen — und aus denen mit der Drehwage höchstens schließen, daß die Kontaktreizbarkeit zu gering ist, um die entgegenstrebenden Tendenzen der Zirkumnutationen zu überwinden.

Daraus würde dann freilich zu folgern sein, daß der Haptotropismus keinen wesentlichen, sondern höchstens einen ergänzenden Faktor beim Winden darstellt. Wir kämen damit zum Ergebnis,

daß die Wahrheit in der Mitte liegt. Wie so oft, hat sich die Debatte zu sehr nach den Extremen zugespitzt. Entweder — so schlossen die meisten — sind die Windepflanzen nicht berührungsempfindlich, oder aber diese Empfindlichkeit ist vorhanden und bedingt das Umklammern der Stütze. Die dritte Möglichkeit, daß zwar das Winden ohne Zuhilfenahme des Haptotropismus ausreichend erklärt werden kann, daß aber ein geringes Maß von Sensibilität vorhanden ist und sich in seiner Wirkung zu den übrigen maßgebenden Komponenten summiert, wurde nirgends ausführlich diskutiert. Das ist ja auch begreiflich, weil es zunächst darauf ankam, die wesentlichen Bestandteile des Windephänomens herauszuarbeiten und ein solcher ist — das kann man ruhig zugeben — der Haptotropismus bei den typischen Windepflanzen nicht. Auf die Ausnahmen werden wir später noch zu sprechen kommen.

Von dieser neuen Basis aus verschwinden auch eine Reihe von Bedenken, die man immer der Kontakttheorie entgegengehalten hat, daß nämlich die Schlingpflanzen stets in derselben Richtung winden und die Windungen sich auch über die Stütze hinaus fortsetzen, ein Verhalten, das Kohl dazu führte, haptotropische Reizleitung anzunehmen, und daß schließlich horizontale Stützen im allgemeinen nicht umwunden werden[1]).

Nach diesen allgemeinen Erörterungen wende ich mich den eigenen Versuchen zu. Schon nach dem, was wir bei den nichtkletternden Pflanzen kennen gelernt haben, wäre es verwunderlich, wenn Kontaktreizbarkeit bei den Schlingpflanzen fehlen sollte, um so mehr, als sie sich, wie die Kletterpflanzen überhaupt, durch schnelles Wachstum und meist auch durch stärkere Behaarung auszeichnen. Man müßte dann ja folgern, daß sekundär ein Rückgang der Empfindlichkeit eingetreten wäre. Tatsächlich sind nun aber unsere Versuche in sehr zahlreichen Fällen von Erfolg begleitet gewesen.

Die Kontaktempfindlichkeit der Sprosse steht naturgemäß im Vordergrund des Interesses. Aber gerade hier ist besondere Vorsicht notwendig, weil die Nutationskrümmungen, wie ja aus dem Obenstehenden genugsam hervorgeht, die Beurteilung der Verhältnisse ganz wesentlich erschweren. Aber es gibt zahlreiche Mittel, um trotzdem zum Ziel zu gelangen. Diese sind:

1. Vergleichsserien; wenn in der Versuchsserie stets ein beträchtlicher Überschuß von positiven Krümmungen vorliegt, dann kann man mit Sicherheit auf Haptotropismus schließen.

---

1) Miehe hat neuerdings entgegengesetzte Fälle nachgewiesen (33).

2. Beobachtung des Krümmungsverlaufs; es gibt Merkmale, die eine Nutationskrümmung von einer haptotropischen unterscheiden. Die Nutationen erfolgen, wie aus den Darwinschen Angaben (11) zu ersehen ist, meist nach einem ganz bestimmten Rhythmus. Stellen sich die Krümmungen in einem Experiment wesentlich früher ein, als die halbe Umlaufszeit einer Nutation beträgt, und bleibt dann die Reaktion längere Zeit, womöglich einen Tag, in derselben Ebene stehen, so ist damit wiederum der Beweis für haptotropische Sensibilität erbracht.

3. Reizung der Rückenflanke; unter normalen Umständen windet der Sproß ganz regelmäßig immer in demselben Sinne um die Stütze herum. Es kommt nicht vor, daß er sich plötzlich unvermittelt von dem Stabe ablöst und die Sproßspitze einen entgegengesetzten Haken bildet. Wird ein solches Verhalten durch Streichen der Rückenfläche erreicht, dann kann dies nur eine Folge von Haptotropismus sein.

4. Benutzung jungen Materials; wie schon Darwin hervorhebt, fangen die ausgesprochenen Nutationen erst mit einem gewissen Alter an. Verwendet man Pflanzen, die erst 2–4 Internodien besitzen, dann kommen die Kontaktkrümmungen deutlich zum Austrag. Auf diesem Wege hat Figdor haptotropische Reaktionen bei jungen *Asparagus*-Sprossen windender Arten nachgewiesen.

5. Herstellung fixierter Krümmungen durch starke Reizung; wenn es gelingt, den Sproß nicht nur zu einer vorübergehenden, sondern auch zu einer dauernden, wenn auch lokal beschränkten Ablenkung von der Stütze zu veranlassen, so ist damit nicht nur das Vorhandensein von Kontaktempfindlichkeit gewährleistet, sondern gleichzeitig auch dargetan, daß diese unter besonderen Umständen — bei starker Reizung und Verwendung sehr sensibler Arten — dem Entgegenarbeiten der Nutationen so lange zu widerstehen vermag, bis das Wachstum eingestellt ist.

All diese Bedingungen wurden in meinen Versuchen, bald nur vereinzelt, bald in mehrfacher Kombination verwirklicht. Ich kann mich darauf beschränken, hier nur einzelne Belege dafür anzuführen.

Besonders günstig verliefen die Versuche mit *Humulus Lupulus*. 14 Sprosse, von denen etwa die Hälfte schon über 1 cm an der Stütze emporgeklettert war, während die übrigen sich noch selbständig aufrichteten, wurden 50mal kräftig gerieben. Schon nach einer Stunde waren 7 gekrümmt, 3 allerdings nur sehr schwach.

Nach 3 Stunden waren die Krümmungen auf 12 vermehrt, bei 3 Sprossen war eine sehr starke Überneigung vorhanden. Am nächsten Tag waren alle Sprosse gekrümmt, aber die Krümmung war bei der Mehrzahl abgeschwächt. Bei einem Sproß freilich war sie in vollem Umfange erhalten geblieben. Er hatte sich ein beträchtliches Stück von der Stütze abgebogen. Offenbar war die Krümmung im unteren Teil fixiert. Die Spitze fing aber wieder an, normal zu nutieren und wandte sich dadurch der Stütze zu. Hätte es sich in diesem Fall um Nutationskrümmungen gehandelt, dann hätten die Krümmungen, da die Umlaufszeit 2—4 Stunden beträgt, nicht einen ganzen Tag anhalten können (s. Fig. 24).

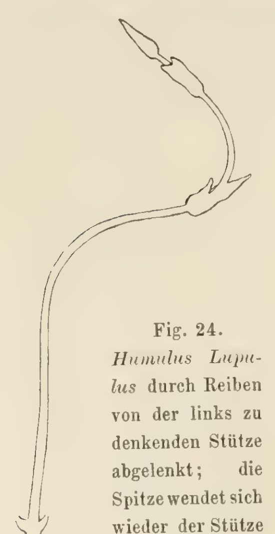


Fig. 24. *Humulus Lupulus* durch Reiben von der links zu denkenden Stütze abgelenkt; die Spitze wendet sich wieder der Stütze zu. Krümmung an der gereizten Zone dauernd fixiert.

Ähnlich verlief eine Serie mit *Lyonsia straminea.* Von 12 Sprossen hatten nach 2 Stunden 8 reagiert und bei 6 war die Krümmung noch am darauffolgenden Tag deutlich zu erkennen.

Junges, noch wenig nutierendes Material wurde zu den Versuchen mit *Menispermum canadense, Phaseolus multiflorus* und *Dioscorea villosa* verwendet. Alle Experimente waren erfolgreich. Bei *Menispermum* reagierten von 10 Sprossen 8, und sie bewahrten ihre Krümmung bis zum nächsten Morgen. Noch auffälliger waren die Resultate bei *Phaseolus multiflorus.* Die Pflänzchen besaßen etwa eine Höhe von 3 dm und wuchsen noch ohne Stütze. 3 Stunden nach der Reizung waren von 10 Individuen die Hälfte gekrümmt. Über Nacht kamen noch 3 weitere Reaktionen dazu, die, wie auch die übrigen, noch am dritten Ablesungstage vorhanden waren. Zufällig bekam ich nach 8 Tagen die Versuchspflanzen wieder zu Gesicht, und ich beobachtete nun, daß 4 Krümmungen dauernd fixiert waren. An der gereizten Zone war noch eine deutliche S-Kurve vorhanden, während sich die Spitze, die inzwischen kräftig gewachsen war, geotropisch emporgerichtet hatte.

In derselben Weise wurde Haptotropismus noch bei einer ganzen Reihe weiterer Arten festgestellt; dazu gesellte sich aber eine größere Anzahl von Serien, die ergebnislos verliefen. Dies

lag zum Teil daran, daß Krümmungen ausblieben oder aber, daß die Sproßspitzen so lebhaft nutierten, daß ein sicheres Urteil nicht zu erlangen war (s. Anhang). Auch innerhalb der einzelnen Gattungen traten Verschiedenheiten auf. So gab *Asparagus Cooperi* deutliche Reaktionen (Fig. 25), während sowohl bei *A. plumosus* wie auch bei *A. crispus* Krümmungen ausblieben. Allerdings handelte es sich bei *A. plumosus* um eine gärtnerische Form, die kein schnelles Wachstum zeigte und auch keine Windungen ausführte.

Insgesamt hielten die empfindlichen Arten den unempfindlichen das Gleichgewicht, so daß den nichtkletternden Pflanzen gegenüber ein erheblicher Fortschritt zu verzeichnen ist. Dies trat bei den Experimenten mit Blattstielen in noch klarerer Weise zutage. Der Prozentsatz der haptotropischen Arten steigt hier auf 69 % an. Krümmungen traten auch bei Formen auf, bei denen eine Reizung der Sprosse wirkungslos war (*Akebia quinata, Wistoria polystachya, Ipomoea purpurea, Aristolochia elegans).*

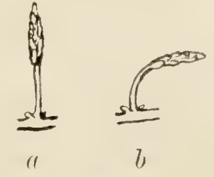


Fig. 25. *Asparagus*-Ast; *a* = vor, *b* = nach dem Streichen.

Blütenstandsachsen wurden nur bei drei verschiedenen Arten gereizt; es sind dies *Ipomoea purpurea, Phaseolus multiflorus* und *Solanum dulcamara.* Bei allen erfolgten vereinzelte schwache Reaktionen.

Wie bei den nichtkletternden Pflanzen ergab sich auch bei den Windern keine feste Beziehung zwischen der Kontaktreizbarkeit der Blätter und der Sprosse. Bei *Dioscorea villosa, Humulus Lupulus, Menispermum canadense, Phaseolus multiflorus* und *Solanum dulcamara* sind sowohl die Blattstiele als auch die Laubsprosse reizempfindlich, bei *Celastrus scandens* geben beiderlei Organe keine Reaktionen. Diesen 6 Arten stehen aber ebensoviele gegenüber, die ein ungleichsinniges Verhalten zeigen.

Im allgemeinen läßt sich aus den Versuchen mit Windepflanzen folgern, daß hier die Berührungsempfindlichkeit eine größere Rolle spielt als bei den Nichtkletterern. Ob aber der Haptotropismus hier wirklich ökologisch ausgewertet wird, das ist eine ganz andere Frage. Im Durchschnitt sind die Reaktionen zu schwach und zu vereinzelt, als daß man annehmen könnte, daß sie beim Winden besonders mitwirkten. Einzelne Arten mögen sich in dieser Richtung verschieden verhalten, und es ist nicht von der Hand zu weisen, daß bei empfindlicheren Formen, wie etwa bei *Humulus,*

das Anlegen an die Stütze durch Haptotropismus gefördert und verstärkt wird.

Ich möchte gerade in diesem Zusammenhang auf eine Erscheinung hinweisen, die mir vielfach bei etiolierten Keimlingen begegnet ist und auf die auch schon frühere Autoren hingewiesen haben. Ich führe hier eine Stelle aus Schenck (48) an: „Für die phylogenetische Entstehung der Windepflanzen sind Versuche von F. Noll von hohem Interesse. Noll experimentierte mit etiolierten Keimlingen von *Polygonum Fagopyrum*, *Tropaeolum maius* und *Brassica Napus*, veranlaßt durch eine Bemerkung von Sachs, daß etiolierte Keimstengel sehr deutliche Torsionen zeigen und sich um benachbarte gleiche Objekte herumwinden. In der Tat konstatierte Noll an einer Anzahl von Versuchspflanzen, daß rotierende Nutation in der typischsten Form auftritt, gerade wie bei schlingenden Sprossen dann, wenn die langen, schwankenden Stengel sich nicht mehr aufrecht zu erhalten vermochten und seitwärts überneigten. Dargebotene Stützen, Holzstäbe, wurden von *Tropaeolum*- und *Fagopyrum*-Keimlingen umschlungen, *Brassica* zeigte sich zum Winden weniger befähigt.“ Auch Richter (45) erwähnt bei seinen Versuchen mit *Helianthus annuus* „das gegenseitige Sichumfassen, Sichineinanderschlingen, das zopfförmige Sichumwinden der Versuchspflanzen“ und führt es ebenfalls auf rotierende Nutation zurück. Die Tatsachen sind zweifellos richtig, doch über die Deutung läßt sich streiten. Daß man, ehe man die hohe Berührungsempfindlichkeit etiolierter Keimlinge kannte, zunächst an Zirkumnutationen dachte, ist verständlich. Nun beobachtete ich aber ganz die entsprechenden Erscheinungen nicht nur bei dem stark zu Nutationen neigenden *Helianthus*, sondern auch bei *Lupinus albus*, einer Pflanze, die meistens sehr schön gerade wächst. Die starken Krümmungen erfolgten auch erst dann, wenn die Keimlinge sich infolge der erreichten Länge überneigten und gegenseitig miteinander in Berührung kamen. Dann krümmten sie sich aufeinander zu und brachten es im besten Fall zu einer vollen Windung. Künstlich kann dieser Vorgang dadurch

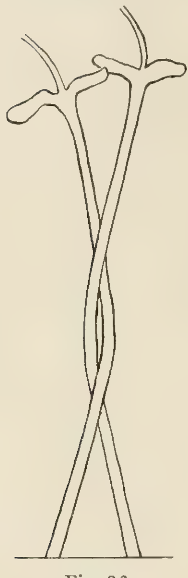


Fig. 26. *Lupinus* - Keimlinge, infolge der Berührung einander umschlingend.

hervorgerufen werden, daß man Keimlinge mit einer Bastschlinge kreuzweis aneinander bindet. Einem solchen Versuch entstammt Fig. 26. Offenbar handelt es sich hier um die Folge des Berührungsreizes, wobei allerdings der Prozeß bei bestimmten Formen ganz wesentlich durch Nutationen gefördert werden kann.

Diese Fälle leiten uns hinüber zu jener zweiten Gruppe von Windepflanzen besonderer Art, bei denen die Windungen durch Haptotropismus vermittelt werden. Es sind dies *Cuscuta* und *Lophospermum*, vielleicht gehört aber auch das Umwinden von Pilzhyphen und Moosrhizoiden hierher. Darüber soll aber später noch gesprochen werden.

Da nun zweifellos bei manchen Arten das Winden bloß durch Kontaktreizbarkeit erreicht wird, so ist nicht einzusehen, warum nicht auch bei manchen Windepflanzen im engeren Sinn unter bestimmten Umständen, nämlich dann, wenn ein höheres Maß von Sensibilität vorhanden ist, neben den anderen maßgebenden Faktoren auch Berührungsempfindlichkeit mit im Spiele sein soll.

Kap. XV. Blattstielkletterer.

Nach dem Verhalten der Schlingpflanzen dürfen wir erwarten, daß bei den anderen Gruppen der Kletterpflanzen, die über besondere Greiforgane verfügen, erst recht in dem übrigen Organismus eine erhöhte Kontaktreizbarkeit vorhanden ist. Tatsächlich haben die Experimente diese Annahme bei den Blattstielkletterern in weitgehendem Maße bestätigt. Allerdings muß darauf hingewiesen werden, daß schon Darwin zwei derartige Fälle festgestellt hat. Er fand, daß die Sprosse von *Lophospermum scandens* schon nach 2—3maligem Reiben deutliche Krümmungen ausführen, die nach 2—3 Stunden einsetzen. „Es bietet diese Pflanze einen von mir bei keinem Blattkletterer und keiner Windepflanze beobachteten Fall dar, nämlich daß die jungen Internodien des Stammes für eine Berührung empfindlich sind.“ Und über das andere Versuchsobjekt sagt derselbe Autor: „Die Blütenstiele des Blattkletterers *Maurandia semperflorens* sind kontaktempfindlich, obwohl sie nicht als Ranken funktionieren. Sie krümmen sich nach der geriebenen Seite und noch 0,82—1,64 Gran Belastung wirkt als Reiz“ (11).

Aus diesen Angaben geht hervor, daß Darwin die Kontaktreizbarkeit der *Clematis*-Sprosse und -Blütenstiele entgangen sein muß. Das ist deswegen sehr verwunderlich, weil meine Versuche

gerade bei dieser Gattung samt und sonders positiven Erfolg hatten. Zwar waren es fast durchweg andere Arten als die, mit denen Darwin arbeitete, aber es ist kaum anzunehmen, daß sich seine Spezies verschieden verhalten haben sollten, zumal es sich in meinen Experimenten keineswegs um zweifelhafte Reaktionen handelte, sondern um die auffälligsten, die mir bei älterem Material überhaupt begegnet sind.

Die Versuchsobjekte, die mir zu Gebote standen, im ganzen 15 verschiedene Formen, gehörten zu den Gattungen *Clematis*, *Lophospermum*, *Solanum* und *Tropaeolum*.

1. Blattstiele.

Über die Blattstiele der Blattstielkletterer hat schon Darwin eingehende Beobachtungen angestellt. Er arbeitete hauptsächlich mit *Clematis*- und *Tropaeolum*-Arten. Darwin fand, daß bei empfindlichen *Clematis*-Formen 1—2 maliges Streichen genügt, um Krümmungen auszulösen. Derselbe Erfolg wird erzielt durch Auflegen eines feinen Fadenschleifchens, das je nach der Sensibilität der Art 4—100 mg wiegen muß. Darwin hat auch das haptotropische Verhalten der Nebenstiele untersucht und sagt zusammenfassend darüber: „Die abgestufte Verschiedenheit in der Verbreitung der Empfindlichkeit in den Blattstielen der oben beschriebenen Spezies verdient Beachtung. Bei *Cl. montana* ist sie auf den Hauptblattstiel beschränkt und hat sich nicht auf die sekundären Stielchen der Blättchen verbreitet; dasselbe ist bei jungen Pflanzen von *Cl. calycina* der Fall; bei älteren verbreitet sie sich aber auf die drei Stielchen. Bei *Cl. viticella* hat sich die Empfindlichkeit auf die Stielchen der 7. Blättchen und auf die Unterabteilungen der in der Nähe der Basis stehenden seitlichen Nebenstielchen erstreckt. Aber bei dieser letzteren Art ist sie im basalen Teile des Hauptstiels vermindert worden, in welchem sie bei *Cl. montana* allein ihren Sitz hat; wogegen sie in dem plötzlich abwärts gebogenen Endstückchen verstärkt ist."

Bei der Gattung *Tropaeolum* ergab sich eine deutliche Stufenleiter von Arten, die wie *Tr. tricolorum* äußerst sensibel sind und sich schon nach 3 Minuten krümmen, bis zu solchen, die nur geringe Empfindlichkeit besitzen und erst nach $^1/_2$ Stunde reagieren wie *Tr. tuberosum*. Am Endpunkte der Linie nach Darwinscher Interpretierung, in Wirklichkeit wohl am Anfang steht *Tr. minus*, das auch bei starkem Reiben keine Krümmungen zeigte.

Ich habe den Darwinschen Versuchen nur wenig hinzuzufügen. Meine eigenen Experimente betrafen hauptsächlich die Frage der Reizleitung und der Wirksamkeit von Gelatine und Wasserstrahl.

Wenden wir uns zunächst dem ersten Punkte zu. Es sollte ermittelt werden, ob sich der Reiz auch im Blattstiel in beiden Richtungen fortzupflanzen vermag. Bei der einen Versuchsreihe wurde die Spitze des Blattstiels vom Endfiederchen bis zum ersten Seitenfiederpaar gereizt, bei der zweiten von da an abwärts. Als Versuchsobjekte dienten *Clematis*-Arten; einen Überblick über die Resultate gibt Tabelle XL. Darin bedeutet:

römische Ziffer: nahezu der ganze Blattstiel gekrümmt;
arabische Ziffer: nur Perzeptionszone gekrümmt;
arabische Ziffer mit Strich: Krümmung außerhalb der Reaktionszone. Dieser Fall wurde indessen bloß einmal beobachtet bei *Cl. tubulosa*, wo das gereizte Spitzenstück gerade blieb und der untere Teil des Blattstiels eine Reaktion ausführte. Dies steht im Einklang mit der Tatsache, daß sich auch bei anderen Versuchen mit dieser Art die Stielbasis als der reaktionsfähigere Teil erwiesen hat.

Tabelle XL. *Clematis* (Streichzahl 50).

Versuchspflanze	Gereizt: Spitze des Blattstiels		Gereizt: Blattstiel unterhalb der ersten Seitenfiedern	
	Zahl d. Indiv.	es reagierten	Zahl d. Indiv.	es reagierten
Clematis vitalba	11	II, 7		
„ *Jackmanni* . . .			8	II, 2
„ *viticella kermesina*			8	I, 5
„ *tubulosa*	18	III, 1, 1′	8	I, 4

Allgemein können wir feststellen, daß die Reaktion in der Mehrzahl der Fälle auf die Perzeptionszone beschränkt bleibt, dann und wann aber nach beiden Richtungen über die gereizte Zone hinausgreift.

Auch die Versuche mit Gelatine und Wasserstrahl waren von Erfolg gekrönt. Darüber gibt Tab. XLI Auskunft. Wie man sieht, reagierten bei Reizung mit einem Holzstäbchen mit Ausnahme von den beiden *Tropaeolum*-Arten stets alle Individuen einer Serie, bei Anwendung von Gelatine und Wasserstrahl nur ein Bruchteil. Das ist aber nicht der einzige Unterschied; die

Krümmungen erschienen im letzten Fall auch deutlich verspätet. So waren, um nur ein Beispiel herauszugreifen, in dem Experiment *Cl. hybr. Lucie Lemoine* nach Ablauf 1 Stunde alle Individuen gekrümmt, die mit einem Holzstäbchen gerieben waren, während die ersten Krümmungen auf einen Wasserstrahl erst nach 2 Stunden einsetzen. Auch hinsichtlich des Krümmungsbetrages bestehen scharfe Differenzen. Es mag noch darauf hingewiesen werden, daß bloß die behaarten *Lophospermum*- und *Clematis*-Arten günstige Resultate gaben. Bei den beiden glatten *Tropaeolum*-Spezies waren die Erfolge zweifelhaft. *Tr. Lobbianum* gab mit Wasserstrahl überhaupt keine Krümmungen. Bei *Tr. aduncum* erschienen zwar sowohl bei Reizung mit einem Gelatinestäbchen, wie auch bei einer solchen mit Wasserstrahl schwache Krümmungen, im ersten Fall aber so vereinzelt, daß ihnen keine Beweiskraft zuerkannt werden kann, zumal *Tr. aduncum* ausgeprägt nutiert. Zu den meisten Versuchen der Tabelle wurden, um Irrtümer zu vermeiden, blinde Kontrollversuche angestellt.

Tabelle XLI.

Versuchspflanze	Holzstäbchen			Gelatinestäbchen			Wasserstrahl		
	Streichzahl	Zahl der Individuen	es reagierten	Streichzahl	Zahl der Individuen	es reagierten	Dauer der Reizung	Zahl der Individuen	es reagierten
Clematis lanuginosa . .	10	11	11	50	9	8			
„ *Lucie Lemoine* .	10	10	10	50	10	7	1 Min.	10	5
„ *paniculata* . .				20	12	4	1 „	11	4
„ *tubulosa* . . .	50	10	10	20	12	9			
„ *vitalba* . . .	50	10	10	20	12	8			
Lophospermum scandens .	20	10	10	30	18	12	2 „	13	5
Tropaeolum aduncum .	10	10	3	50	40	(3)	1—2 „	26	(10)
„ *Lobbianum* .	20	13	10				1—2 „	10	0

2. Laubsprosse und Blütenstiele.

Wie schon eingangs erwähnt, besitzen auch die Laubsprosse der Blattstielkletterer ein hohes Maß von Kontaktempfindlichkeit, und da das Wachstum äußerst schnell ist und oft eine bedeutende Zone des Stengels umfaßt, so sind die Krümmungen vielfach weit auffälliger als bei entsprechender Reizung des Blattstiels. Es wurden Ablenkungen bis zu 90° beobachtet. Fig. 27 stellt einen

Sproß von *Clematis Jackmanni* dar, der 50mal gerieben wurde und seine Spitze fast horizontal gestellt hat. Fig. 28 zeigt den Erfolg von 10maligem Streichen bei *Cl. tubulosa.* Beide Male handelt es sich keineswegs um besonders extreme Fälle.

In Tab. XLII sind einige Versuche zusammengestellt. Die fetten Zahlen bedeuten starke Reaktionen (Ablenkung über 45°). Wie man erkennt, krümmen sich bei der Gattung *Clematis* nach 50-maligem Streichen alle gereizten Sprosse[1]).

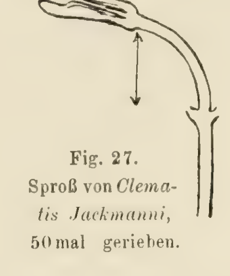


Fig. 27. Sproß von *Clematis Jackmanni,* 50mal gerieben.

Tabelle XLII. Laubsproß.

Versuchspflanze	Streichzahl 50		Streichzahl 10		Streichzahl 5	
	Zahl der Individuen	es haben reagiert	Zahl der Individuen	es haben reagiert	Zahl der Individuen	es haben reagiert
Clematis Jackmanni	7	**6**, 1	7	4		
„ *lanuginosa*	10	**8**, 2				
„ *hybr. Lasurstern*			5	**4**, 1		
„ „ *Lucie Lemoine*	11	**9**, 2	16	**2**, 11		
„ *tubulosa*	6	5			14	9
Lophospermum scandens	10	4				
Solanum jasminoides	13	4				
Tropaeolum aduncum	10	2 ?				
„ *Lobbianum*	10	4				



Fig. 28. Sproß von *Clematis tubulosa,* 10mal gerieben.

Das gilt nicht nur von den in der Tabelle angeführten Arten, sondern in derselben Weise von *Cl. viticella kermesina, Cl. paniculata, Cl. hybr. Ville de Paris* und *Cl. vitalba.* Die Reaktionszeit beträgt mindestens eine halbe bis eine Stunde. Eine geringere Empfindlichkeit zeigten *Tropaeolum Lobbianum, Solanum jasminoides* und auffallenderweise auch *Lophospermum scandens.* Bei *Tropaeolum aduncum* konnten sichere Kontaktkrümmungen überhaupt nicht nachgewiesen werden. Wird die Streichzahl bei *Clematis* herabgesetzt, dann werden die Reaktionen schwächer und weniger zahlreich. Aber noch 5maliges Streichen liegt über der Schwelle.

1) Bloß bei *Cl. tubulosa* bleibt eine Reaktion aus.

Bei den Blütenstielen ist die Sensibilität etwas geringer als bei den Laubsprossen. Immerhin werden auch hier bei den empfindlicheren Formen, wie *Cl. hybr. Duke of Edinbourg* und *Cl. hybr. Ville de Paris*, Ablenkungen von 30—40° erzielt. Bei *Tr. aduncum* sind die Reaktionen zweifelhaft, bei *Solanum jasminoides* bleiben solche überhaupt aus[1]). Tab. XLIII gibt eine Übersicht über die Experimente.

Tabelle XLIII. Blütenstiele.

Versuchspflanze	Streichzahl 50		Streichzahl 10		Streichzahl 5	
	Zahl d. Individuen	es haben reagiert	Zahl d. Individuen	es haben reagiert	Zahl d. Individuen	es haben reagiert
Clematis coccinea					18	6
„ *hybr. Duke of Edinbourg*	6	6	14	8	10	0
„ „ *Lucie Lemoine* . .			7	3		
„ „ *Ville de Paris* . .	6	6				
Lophospermum scandens	19	3				
Solanum jasminoides	11	0				
Tropaeolum aduncum	10	3?				
„ *Lobbianum*	10	6				

Mit der hohen Kontaktempfindlichkeit geht bei den *Clematis*-Arten ein ausgedehntes Reizleitungsvermögen Hand in Hand, jedoch nicht bei allen Arten in gleicher Weise. So greift (s. Tab. XLIV) bei *Cl. paniculata* und *Cl. Jackmanni* die Reaktion bei Reizung des jüngsten Internodiums in der Mehrzahl der Fälle auch auf das nächstfolgende Internodium über (römische Ziffern!); bei *Cl. hybr. Ville de Paris* erfolgt dies bloß bei einer Minderheit und bei *Cl. vitalba* endlich in unserem Versuch überhaupt nicht. Wie weit diese Leitung erfolgen kann, davon gibt Fig. 29 eine Vorstellung. Das zweite Internodium besaß hier eine Länge von 13 cm und krümmte sich noch bis zur Basis. Bei *Cl. Jackmanni* betrug die Leitung etwa 5—10 cm. Das sind Beträge, die nach den bisherigen Erfahrungen über Haptotropismus außerordentlich hoch sind und nur bei anderen Tropismen ihre Analoga finden.

Seltsamerweise wurde eine Fortpflanzung des Reizes in umgekehrter Richtung bloß in einem Fall beobachtet, und zwar bei

1) Bei beiden Arten sind die Blütenstiele unbehaart!

Cl. hybr. Ville de Paris. Offenbar wird also basipetale Leitung bevorzugt.

Tabelle XLIV.

Versuchspflanze	Gereizt: jüngstes Internodium		Gereizt: nächstfolgendes Internodium	
	Zahl der Individuen	es haben reagiert	Zahl der Individuen	es haben reagiert
Clematis Jackmanni . . .	8	V, 2		
„ *paniculata* . . .	9	V, 4	8	8
„ *vitalba*	8	8		
„ *hybr. Ville de Paris*	7	II, 4	8	I, 7

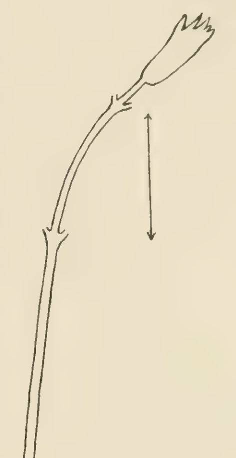


Fig. 29. *Cl. hybr. Lucie Lemoine*, lokal gereizt (Pfeil!); bedeutende Reizleitung.

Schließlich wurde, wie auch bei den Blattstielen, der Wirkungsgrad von Gelatine und Wasserstrahl untersucht (s. Tab. XLV). Positiv fielen die Experimente mit *Cl. paniculata* und *Cl. vitalba* aus. Bei beiden reagiert nach 10—20 maligem Streichen mit Gelatinestäbchen etwa die Hälfte der Versuchsobjekte. Bei Anwendung eines 1—2 Minuten andauernden Wasserstrahls sinkt dieser Anteil auf $^1/_3$ herab, das ist ein Prozentsatz, der die Nutationskrümmungen in den Kontrollversuchen noch um das Doppelte übersteigt.

Tabelle XLV.

Versuchspflanze	Gelatinestäbchen			Wasserstrahl		
	Streichzahl	Zahl der Individuen	es haben reagiert	Zeit der Einwirkung	Zahl der Individuen	es haben reagiert
Clematis paniculata . . .	20	11	5	1,5—2′	40	17
„ *tubulosa*				1′	10	0
„ *vitalba*	10—20	21	12	1—1,5′	41	13

Außerdem erschienen die Kontaktreaktionen früher und erreichten ein stärkeres Ausmaß. Mitunter wurden sogar sehr auffällige Reaktionen erzielt. Ein solches Beispiel zeigt Fig. 30, die einen Sproß von *Cl. paniculata* darstellt, der an der bezeichneten Stelle von einem Wasserstrahl getroffen wurde. Die Ablenkung der Spitze übersteigt hier dadurch, daß noch das übernächste Internodium an der Krümmung teilnimmt und der Reiz über 1 dm geleitet wird, 90°.

Mit Blütenstielen wurde nur ein Versuch angestellt, und zwar bei *Cl. coccinea.* Von 9 Stielen, die 1,5 Minuten dem Anprall eines Wasserstrahls ausgesetzt waren, krümmten sich 3, aber nur unbedeutend.

Anhangsweise mag bemerkt werden, daß die Experimente über Kontaktempfindlichkeit der Blattlamina bis jetzt negativ ausfielen. 9 Laubblattspreiten von *Cl. hybr. Lucie Lemoine* und 38 Kronblätter von *Cl. hybr. Ville de Paris*, die z. T. auf der Oberseite, z. T. auf der Unterseite gerieben wurden, zeigten keine Formänderung. Doch wären zahlreichere Versuche hierüber erwünscht.

Fig. 30.
Cl. paniculata, ½ Minute mit Wasserstrahl gereizt (Pfeil!); bedeutende Reizleitung.

Kap. XVI. Rankenpflanzen.

Über die Rankenpflanzen ist nicht viel Besonderes zu sagen. Man hätte vielleicht hier erwarten können, daß die Reizbarkeit der sonstigen Organe bei der hohen Sensibilität der Ranken ebenfalls sehr stark entwickelt wäre. Dies ist aber in nicht sehr ausgeprägter Weise der Fall. Zwar ist im Vergleich zu den nichtkletternden Pflanzen eine bedeutende Zunahme der Kontaktempfindlichkeit zu verzeichnen. Bei etwa der Hälfte der untersuchten Arten reagierten Sprosse und Blattstiele und bei mehr als der Hälfte die Infloreszenzachsen. Aber die Krümmungen waren lange nicht so ausgeprägt wie bei den Blattstielkletterern. Wenn auch in zahlreichen

Experimenten der größere Teil der Serie reagierte[1]), so erschienen die Reaktionen doch erst nach zwei bis mehreren Stunden. Die Reaktionszeiten liegen im allgemeinen zwischen denen der Blattstielkletterer und der nichtkletternden Pflanzen. Die Krümmung bleibt meistens auf die gereizte Zone beschränkt. Eine Ausnahme stellt Fig. 31 dar. Hier wurde bei einer nicht näher bestimmten exotischen *Lathyrus*-Art die blütenfreie Basis der Infloreszenzachse gerieben, die Reaktion erschien aber in der Spitze.

Fig. 31.
Lathyrus sp., haptotropisch gekrümmt (Reizleitung!)

Einen Überblick über die hauptsächlichsten Versuche gibt Tab. XLVI. Hierin bedeutet:

+ = es traten haptotropische Reaktionen auf;
0 = es traten keine haptotropischen Reaktionen auf;
! = es reagierte über die Hälfte einer Serie.

Tabelle XLVI.

Versuchspflanze	Blattstiel	Laubsproß-achse	Infloreszenz-achse	Blütenstiel
Actinostemma paniculatum .	+!	+		
Ampelopsis heterophylla . .	0		0	
„ *quinquefolia* . .	+!	+!	+!	+ (?)
Bryonia dioica	0	+!	+	
„ *alba*	+	+!	+	
Cissus antarcticus	0	0		
Cucurbita Pepo	0	0		0
Cyclanthera explodens . .	+	0		
„ *pedata* . . .	+	+!	+	
Eccremocarpus scaber . . .	+	+		
Momordica Charantia[2]) . .	+	+!		0
Passiflora gracilis	0	0		
„ *coerulea*	0	0		
„ *princeps*	0	0		
Pilogyne suavis	0	0		
Sicyos angulata	+	+		
Thladianthe dubia	0	0		
Vitis Labrusca	+	+	0	
„ *pterophora*	0	0		

1) Die Zahl der auftretenden Krümmungen war im Durchschnitt deutlich größer als bei den nichtkletternden Pflanzen.

2) Die Bestimmung dieser Art verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Gießler (Leipzig).

Im Gegensatz zu den nichtkletternden Pflanzen und den Windern ergaben sich hinsichtlich der Verbreitung der Kontaktempfindlichkeit deutliche Gesetzmäßigkeiten. Die Reaktionen fielen nämlich bei den einzelnen Arten mit nur ganz wenigen Ausnahmen *(Bryonia dioica, Cyclanthera explodens, Vitis Labrusca)* durchaus gleichsinnig aus. Entweder traten gar keine Krümmungen auf oder sie erschienen bei allen untersuchten Organen. Dies ist aus der Tabelle klar zu ersehen.

Eine Beziehung zwischen der Empfindlichkeit der Ranken und jener der übrigen Organe besteht aber offenbar nicht. So gaben die *Passiflora*-Arten mit ihren äußerst sensibeln Ranken bei einer Reizung von Blattstielen und Laubsprossen keine Reaktionen, während die entsprechenden Versuche mit *Ampelopsis quinquefolia*, deren Ranken sich nur träge krümmen, positiv ausfielen. Und dies ist um so auffälliger, als wir es hier mit einer ganz glatten Spezies zu tun haben. Im einzelnen waren die Daten für den wilden Wein folgende:

Blattstiele	(10)	nach 3 Std.	4 Kr.;	nach 24 Std.	7 Kr.;	
Laubsprosse	(13)	„ 3 „	3 „	„ 24 „	7 „	
Infloreszenzen	(13)	„ 3 „	10 „	„ 24 „	10 „	(2 stark!)

Aus diesen Angaben folgt, daß die Organe, die den Ranken den Ursprung gegeben haben, die höchste Empfindlichkeit besitzen. Auch quantitativ waren die Krümmungen der Blütenstandsachsen die stärksten. Bei *Vitis Labrusca* verliefen die Experimente mit Infloreszenzen zwar ergebnislos, aber hier waren die Blütenstände zur Zeit, als die Versuche stattfanden, schon recht alt.

Besondere Aufmerksamkeit verdiente bei den Rankenpflanzen die Frage, ob hier ebenfalls, wie bei den Keimlingen, in den nichtrankenden Organen mit Gelatine und Wasserstrahl Krümmungen verursacht werden können. Wäre dies der Fall, dann hätten wir hier eine deutliche Spaltung gegen verschiedenartige mechanische Reize. Versuche wurden aber bloß mit Blütenstielen von *Ampelopsis quinquefolia* und Sprossen von *Bryonia alba, Br. dioica* und *Cyclanthera pedata* dargestellt, und zwar mit je 10 Organen. Bei *Ampelopsis* und *Cyclanthera* erschienen je zwei schwache Reaktionen, bei *Bryonia alba* eine. Aber die Krümmungen waren unsicher, und es sind weitere Experimente erforderlich. Bei der Wichtigkeit der Frage wäre es erwünscht, zur Verstärkung der Ausschläge etioliertes Material heranzuziehen.

Kap. XVII. Sonstige Kletterpflanzen.

Nur ganz kurz seien hier die Spreizklimmer und die Wurzelkletterer behandelt. Das Material war hier nicht reichhaltig genug, um ausgedehntere Versuche in Gang zu setzen.

Die Spreizklimmer stehen auf der niedersten Stufe des Kletterns. Organe, die dem aktiven Zugreifen angepaßt wären, fehlen ihnen in derselben Weise wie den Windepflanzen. Aber wie dort, so sind auch hier die Bedingungen für den Eintritt von Kontaktkrümmungen günstig; sie wachsen rasch, und der Reiz wird häufig durch Behaarung verstärkt.

Positive Resultate erhielt ich bei den glatten Sprossen von *Asparagus Sprengeri* und, wie später bei den Kryptogamen vermerkt werden wird, bei denen von *Selaginella Willdenowii*, ferner bei den behaarten Sprossen von *Cucubalus baccifer;* außerdem ist hier *Solanum dulcamara* zu erwähnen, ein fakultativer Winder, der schon bei den Schlingpflanzen behandelt wurde und sowohl mit seinen Laub- und Blühsprossen als auch mit den Blättern deutliche Kontaktreaktionen ausführte. Ergebnislos dagegen verliefen die Versuche mit *Rubus moluccanus* und *Rubia tinctorum*. die beide behaart sind.

Eine besondere Gruppe von Spreizklimmern stellen die derb gebauten, stark verholzten Formen dar, die sich mit massiven Dornen mechanisch an der Stütze festhaken. Bei ihnen waren haptotropische Krümmungen von vornherein nicht sehr wahrscheinlich, und tatsächlich sind auch die Versuche mit kletternden Rosen und *Rubüs australis* negativ ausgefallen.

Die Wurzelkletterer stellen eine selbständige Klasse der Kletterpflanzen dar, die sich nach Schenck wohl unabhängig von den Schling- und Rankenpflanzen entwickelt haben. Das Festhalten erfolgt hier durch die Wurzeln, die sich bei den primitiveren Formen einfach in die Ritzen einzwängen. Dazu gesellt sich aber bei ihnen, wie auch bei verschiedenen Epiphyten, die sich nicht immer scharf von den Wurzelkletterern trennen lassen, ein gewisses Maß von Haptotropismus, das die Wurzeln befähigt, sich um feste Körper herumzulegen, so daß man bei manchen Arten von Wurzelranken reden kann (Czapek, Ewart, Treub, Went). Sehr groß scheint aber die Empfindlichkeit, nach der Trägheit der Reaktionen zu urteilen, nicht zu sein, und Newcombe hat auf Grund der Tat-

sache, daß in seinen Versuchen die Krümmungen unter Wasser ausblieben, geschlossen, daß bei dem Vorgange vielleicht der Hydrotropismus die maßgebende Rolle spielte. Wenn, wie bei den Experimenten der genannten Autoren, dauernder Kontakt hergestellt ist, dann wendet sich die Wurzel ja stets der weniger der Transpiration ausgesetzten Seite zu. Um diese Fehlerquelle auszuschalten, wandte ich die Methode der vorübergehenden Kitzelreizung an. Vertreter der Gattungen *Aglaonema, Anthurium, Ficus, Hedera, Oncidium, Pothos, Philodendron* und *Vanda* wurden 50-mal gerieben, aber nur bei einer Art, *Philodendron Imbe*, wurden Krümmungen erzielt[1]). Hier zeigten von 10 Wurzeln nach einigen Stunden 4 schwache Reaktionen. Hieraus könnte man schließen, daß bei den Wurzeln der Haptotropismus sehr gering ist oder fehlt. Dabei ist aber zu berücksichtigen, daß die genannten Autoren in der Heimat der Wurzelkletterer, also bei normalen Verhältnissen arbeiteten, während bei uns in den Gewächshäusern zweifellos ungünstigere Bedingungen herrschen. Deswegen wurden zur Ergänzung auch Versuche mit Sprossen und Blattstielen angestellt. Die Experimente mit Sprossen (5 Arten) verliefen bis auf eines ergebnislos. *Pothos argyrea* erwies sich als schwach empfindlich. Auf das Verhalten der Blattstiele wurden 14 verschiedene Formen untersucht. Hiervon reagierten 5, also 36 %, haptotropisch. Es waren dies *Anthurium Kellermanni, A. regale, Hedera helix, Hedera helix f. sagittifolia*[2]) und *Philodendron lacerum*. Bei *Hedera helix* und *Anthurium Kellermanni* krümmten sich etwa die Hälfte der gereizten Blätter. Die Reaktionen von *Anthurium Kellermanni* waren recht bedeutend, obwohl die Blattstiele wie auch bei *Anthurium regale* einen sehr starken Durchmesser besitzen. Dies wird aber durch die weit auseinander gezogene Wachstumzone ausgeglichen. Bei einem Blatt erstreckte sich die Krümmung auf eine Zone von mehr als 1 dm.

Insgesamt betrachtet gaben auch diese Versuche keine Anhaltspunkte für verstärkte Kontaktreizbarkeit. Vielleicht wirkt dabei mit, daß die meisten Objekte vollständig glatte Oberfläche besaßen, ziemlich derb gebaut waren und nicht immer einen sehr reaktionsfähigen Eindruck machten. Möglich ist aber auch, daß hier wirklich ein Unterschied zu den übrigen Kletterpflanzen besteht.

---

1) Unter den gereizten Arten befanden sich zum Vergleich auch einige Epiphyten.

2) Reagiert auch auf Gelatine.

Kap. XVIII. Insektenfressende Pflanzen.

Es wäre eine dankenswerte Aufgabe gewesen, zu untersuchen, ob sich bei den Insektivoren eine ähnliche Erhöhung der Kontaktempfindlichkeit im gesamten Organismus nachweisen läßt wie bei vielen Kletterpflanzen. Allerdings kämen für eine derartige Fragestellung nur diejenigen Insektenfresser in Betracht, die tatsächlich auch haptotropische Greifbewegungen ausführen, nicht aber solche, bei denen der Fang rein mechanisch ausgeführt wird (*Utricularia* usw.). Leider standen mir für diese Untersuchung nur zwei *Drosera*-Arten zur Verfügung: *Dr. binata* und *Dr. rotundifolia*.

Die Blattstiele von *Dr. rotundifolia* scheinen nicht berührungsempfindlich zu sein; 11 Stiele, die auf der einen Flanke 50mal gestrichen wurden, blieben alle gerade. Dagegen erfolgten bei der entsprechenden Reizung von 20 Blütenstandsachsen 4 leichte Krümmungen. Bei *Dr. binata* wurden bloß die Blattstiele untersucht; im Gegensatz zu *Dr. rotundifolia* erfolgten hier schon nach verhältnismäßig kurzer Zeit (2 Stunden) zahlreiche Reaktionen, die bei 6 Blättern (von 20) ein recht erhebliches Ausmaß erreichten und zu einer Ablenkung von etwa 20° führten. Indessen sind diese Befunde zu vereinzelt, um allgemeine Folgerungen zu rechtfertigen.

Kap. XIX. Der Haptotropismus bei Kryptogamen.

Kryptogamen sind, wie schon erwähnt, nur nebenbei untersucht worden, da sonst der Stoff zu sehr angeschwollen wäre. Aber es ist ja nicht zu erwarten, daß sie sich anders verhalten sollten, zumal ja schon einige Fälle von Haptotropismus bekannt geworden sind. Um wenigstens ein einigermaßen abgerundetes Bild zu geben, sind gleichzeitig die zerstreuten Literaturangaben mit einbezogen.

1. Algen.

Hofmeister erwähnt (24), daß Fäden von *Spirogyra* sehr häufig einander umschlingen, und er führt dies Verhalten, ohne aber darüber nähere Versuche angestellt zu haben, auf Kontaktreizbarkeit zurück. Seltsam ist, daß der Vorgang nur dann eintritt, wenn die Fäden sich in feuchter Luft befinden; dies legt die Vermutung nahe, daß an der Reaktion vielleicht Hydrotropismus beteiligt sein könnte.

Sicher dagegen ist Haptotropismus vorhanden bei einer Reihe von Meeresalgen, die typische Rankenorgane zum Festklammern besitzen. Es handelt sich dabei um lauter Florideen, die aber den verschiedensten Familien angehören (39).

Ich selbst untersuchte die Hauptachsen einer *Chara*-Art auf Kontaktkrümmungen, aber ohne jeden Erfolg.

Nebenbei sei bemerkt, daß bei einer Reihe von einzelligen Algen und bei den Spermatozoiden von *Fucus* Thigmotaxis nachgewiesen worden ist (4, 44).

2. Pilze.

Reichhaltiger sind die Angaben über Kontaktreizbarkeit bei den Pilzen. Eine eingehendere experimentelle Bearbeitung haben aber erst die Sporangienträger von *Phycomyces nitens* erfahren. Errera, der die Sensibilität entdeckte, machte folgende interessante Beobachtung: „In der wachsenden Region selbst erfolgt die Krümmung nicht notwendigerweise an dem Punkte, der mit Tusche markiert wurde (— es wurde vom Autor Berührung mit einem Tuschepinsel als Reizmittel verwendet —), sondern immer an der Stelle der größten Wachstumsgeschwindigkeit; bis zu dieser wird der Reiz jedesmal weiter geleitet." Nach Wortmann dagegen setzt die Krümmung immer an der Kontaktzone ein und wird allerdings in der Zone stärksten Wachstums maximal (14, 62). Wahrscheinlich handelt es sich hier um individuelle Verschiedenheiten, wie sie uns auch bei *Agrostemma*-Keimlingen genau in derselben Weise begegnet sind. Wortmann stellte dann weiterhin fest, daß für die Sporangienträger dieselben Reizbedingungen gelten wie für die Ranken, daß also Reizung mit Gelatine, Mandelöl, Wasser und Quecksilber wirkungslos ist. Diese Angaben wurden von Trzebinski bestätigt (54). Interessant ist dann weiterhin, daß Wortmann gegenseitiges Umschlingen beobachtete. „Gelangen, was in dichten Kulturen nicht selten geschieht, zwei Fruchtträger in der beiderseitigen wachsenden Region miteinander in Berührung, so erfolgt gegenseitige Reizung und Zukrümmung. Auch findet man nicht selten einen kleinen Faden in einigen Schraubenwindungen um einen größeren gewunden. Die horizontale, spiralige Komponente bei dem Zustandekommen der Schraubenwindungen ist in diesem Falle die längere Zeit vor sich gehende Kontaktkrümmung, die vertikale ist der negative Geotropismus." Ich führe diese Stelle hauptsächlich deshalb an, weil sie die weitgehende Übereinstimmung zwischen

unseren Keimlingen und den Sporangienträgern zeigt. Steyer stellte fest (51), daß das Mycel selbst unempfindlich ist, und Trzebinski fand, daß die einseitige Wachstumsbeschleunigung, welche die Krümmung veranlaßt, schon nach 6 Minuten wahrnehmbar wird. Schon Steyer hatte innerhalb des Sporangienträgers selbst Reizleitungen ermittelt. Trzebinski ergänzte diese Befunde dahin, daß auch das Sporangium reizempfindlich ist und daß durch Fortpflanzung der Erregung eine Krümmung im Stiel erzielt werden kann. Der Fall von *Phycomyces* ist deshalb bemerkenswert, weil er zeigt, daß auch bei den Kryptogamen Haptotropismus vorhanden sein kann, ohne ökologisch ausgewertet zu werden.

Weitere Beispiele für Kontaktreizbarkeit führen Büsgen und Ludwig bei verschiedenen Mucorineen, Peronosporeen und Uredineen an (7, 31). Der Reizvorgang ist hier indessen nicht näher analysiert, und da mit dem Sichhinwenden und Anschmiegen gewöhnlich morphologische Veränderungen, Bildung von Haftwarzen usw. Hand in Hand gehen, so lassen sich diese Fälle wohl am besten der Gattung *Cuscuta* unter den höheren Pflanzen an die Seite stellen. Die von Büsgen beobachteten Reaktionen stellten sich nicht nur bei Pilzkeimlingen, sondern auch an den ganzen Mycelien und den Fruchtträgern ein.

Während sich diese Angaben alle auf einfache Pilzfäden beziehen, gelang es mir, bei den Fruchtkörperstielen einer nicht näher bestimmten *Coprinus*-Art, die auf dem Holzkübel einer *Nepenthes* im Gewächshaus wuchs, ebenfalls haptotropische Reaktionen zu erhalten[1]). Wie bei den Seitenwurzeln von *Phaseolus multiflorus* erfolgten hier bei starker Reizung mit Holzstäbchen negative Reaktionen, vielleicht infolge von Wundreiz. Wurde aber die mechanische Wirkung durch Anwendung eines feinen Pinsels abgeschwächt, dann waren die Krümmungen der gereizten Seite zugekehrt. Das Verhalten dieser *Coprinus*-Form verdient deshalb Beachtung, weil daraus hervorgeht, daß auch bei dem Fadengeflecht von Pilzen eine Fortleitung des Kontaktreizes quer durch den Stiel stattfindet, vorausgesetzt natürlich, daß der Krümmungsprozeß dem Schema der Ranken folgt und nicht einfach durch einseitige Wachstumshemmung bedingt ist.

---

1) Inzwischen gelang es mir, bei verschiedenen auf Pferdemist kultivierten *Coprinus*-Arten sehr ausgiebige Reaktionen zu erzielen, die zu halbkreisförmigem Überneigen führten.

3. Moose.

Kontaktkrümmungen bei Moosen sind bisher in einwandfreier Weise noch nicht nachgewiesen worden. Denn ob die Umschlingungen, welche die Rhizoiden mancher *Polytrichum*-Arten ausführen, haptotropischer Natur sind, ist noch nicht sichergestellt (24).

Meine eigenen Versuche, die freilich recht spärlich waren, sind alle negativ ausgefallen. Ich experimentierte mit der jungen Seta von *Polytrichum commune*, *Funaria hygrometrica* und einer *Barbula*-Art, ferner mit den Stielen der Archegonienstände von *Marchantia polymorpha;* nirgends traten Krümmungen auf.

4. Pteridophyten.

Bei den Pteridophyten sind Greiforgane bisher nirgends festgestellt worden. Die einzigen Formen von Kletterpflanzen, die auftreten, sind Wurzelkletterer, Spreizklimmer und Winder. Das bekannteste Beispiel ist *Lygodium volubile,* das mit seiner Spindel Stützen umschlingt. Darwin erwähnt ausdrücklich, daß die Art nicht kontaktreizbar sei. Meine eigenen Versuche fielen im entgegengesetzten Sinne aus. Von 15 Spindeln, die in der Spitzenregion gereizt wurden, gaben 7 deutliche Reaktionen.

Weitere Untersuchungen zeigten aber bald, daß *Lygodium* keineswegs einen besonderen alleinstehenden Fall darstellt. Auch die Spindeln der meisten nichtkletternden Farne sind haptotropisch, wenngleich die Reaktionen häufig hinter denen von *Lygodium* zurückbleiben. Von 17 Arten gaben nicht weniger als 12, das ist über $^2/_3$ positive Resultate. Es sind dies: *Adianthum formosum*, *A. cuneatum*, *Allosurus falcatus*, *Aneimia phyllitides*, *Aspidium decompositum*, *Asplenium obliquum*, *Doodya media*, *Hypolepis repens*, *Neurogramme calomelanos*, *N. tartareum*, *Nipholobus sp.*, *Polystichum capense* und *Pteris serrulata.* Ergebnislos war die Reizung bei *Asplenium fragrans*, *Diplacium ceylanicum*, *Polypodium Karwinckianum*, *Polystichum falcatum* und *Pteris flabellata.* Wie man erkennt, kommt Kontaktreizbarkeit bei den verschiedensten Gattungen vor, aber innerhalb derselben Gattung können sensible und nichtempfindliche Formen nebeneinander stehen.

Man könnte die Frage aufwerfen, warum gerade die Farnspindeln so zahlreiche Fälle von Haptotropismus liefern. Ich möchte zwei Umstände dafür verantwortlich machen; die Wedelspitze zeichnet sich durch ein außerordentlich schnelles Wachstum aus; dazu

gesellt sich dann die Wirkung der rauhen Oberfläche. Die Farnspindeln sind ja gewöhnlich im Besitz von Haaren und Spreuschuppen.

Mit anderen Pteridophyten wurden nur wenige Versuche angestellt. Blattstiele von *Marsilea quadrifolia*, *M. Drummondii* und *Marsilea hirsuta* blieben gerade, während die Wurzelträger von *Selaginella Martensii* und die Laubsproßachsen von *S. Willdenowii* deutliche Krümmungen ausführten. Hierzu mag bemerkt werden, daß *Selaginella Willdenowii* ein typischer Spreizklimmer ist, der sehr rasch wächst und mehrere Meter an der Stütze emporklettert. Infolgedessen war ein günstiger Ausfall des Versuchs von vornherein zu erwarten.

Kap. XX. Allgemeine Betrachtungen zum zweiten Teil.

Es war das Ziel der Untersuchungen dieses II. Teils, zu ermitteln, ob wirklich, wie Darwin vermutet, die Berührungsempfindlichkeit eine allgemein verbreitete Eigenschaft pflanzlicher Organe ist, und unsere Resultate haben diese Annahme bestätigt. Bei den nichtkletternden Pflanzen ist etwa $^1/_3$ aller Versuche positiv ausgefallen. Die Reaktionen waren nicht immer sehr auffällig, aber immerhin, sie waren vorhanden. Und wir sind auch Tatsachen begegnet, die uns davor warnen, aus dem Ausbleiben von Krümmungen sofort auf mangelnde Sensibilität zu schließen. Die pflanzlichen Gebilde, die im zweiten Teil die Grundlage für die Experimente bildeten, zeichnen sich vielfach durch schlechte Reaktionsfähigkeit aus, besonders infolge des langsamen Wachstums. Nun haben aber die Versuche des ersten Teils ergeben, daß es durch Beeinflussung des Wachstums, durch Etiolement möglich ist, haptotropische Krümmungen bei sämtlichen untersuchten Arten zu erzielen. Ferner haben wir Beispiele dafür kennen gelernt, daß auch ausgewachsene, nicht mehr reaktionsfähige Organteile den Reiz noch zu perzipieren vermögen. Infolgedessen mag die Kontaktempfindlichkeit in Wirklichkeit noch viel größere Verbreitung besitzen, als wir mit unseren Versuchsmethoden zu ermitteln vermögen. Doch wäre es müßig, hierüber länger zu diskutieren. Uns genügt vielmehr die Feststellung, daß sehr viele Pflanzenarten haptotropisch reagieren, ohne offenbar aus dieser Fähigkeit irgend einen Nutzen zu ziehen. Auf diese Art wird einem logischem Bedürfnis Genüge geleistet. Denn es ist ja schwer einzusehen, wie ein Vermögen

gerade dann aufgetaucht sein soll, wenn es notwendig wurde. Die ganze Verfeinerung, die anatomische und morphologische Ausgestaltung, all das kann man aus dem Gebrauche erklären, nicht aber die erste Anlage selbst. Setzt man aber voraus, daß die Berührungsempfindlichkeit wirklich eine allgemeine Zelleigenschaft ist, dann wird es verständlich, wie sie bei den fernststehenden systematischen Gruppen in den Dienst der verschiedensten Aufgaben gestellt werden konnte.

Schon bei den Einzelligen begegnet man Erscheinungen, die sich den haptotropischen Reaktionen an die Seite stellen lassen, und die unter dem Namen Thigmotaxis zusammengefaßt worden sind. Solche Thigmotaxis kommt auch noch den freibeweglichen einzelligen Zuständen höherer Pflanzen — und wie nebenbei bemerkt sein mag — auch höherer Tiere zu. So ist sie von Bourdet (4) für *Fucus*-Spermatozoiden, von Massart (32) für die Spermatozoiden vom Frosch nachgewiesen worden. Auch ist es noch nicht ausgemacht, ob sie nicht auch bei den Pollenschläuchen der Phanerogamen vorhanden ist, obwohl Mioshi ebenso wie Kny in dieser Beziehung einen ablehnenden Standpunkt einnehmen (28, 34).

Dazu gesellt sich vor allem bei Fadenalgen und Pilzen eine weitere Form von Reizbarkeit, die dem Haptotropismus nahesteht. Es ist dies das Vermögen, auf einen Kontakt mit festen Körpern durch Produktion von Haft- oder Saugorganen zu reagieren. Auch bei höheren Pflanzen kommt ein solches Verhalten vor, und es kann, wie bei *Cuscuta*, mit richtigem Haptotropismus vergesellschaftet sein[1]).

Daneben liefern aber ebenfalls schon Algen und Pilze typische Beispiele für haptotropische Sensibilität, und diese läßt sich dann durch das ganze Pflanzenreich bis in die höchsten Gruppen verfolgen. Es ist wohl bloß ein Zufall, wenn die Moose bis jetzt in dieser Hinsicht eine Lücke darstellen.

Unsere Untersuchungen betrafen hauptsächlich die Angiospermen, und auf diese wollen wir hier zusammenfassend etwas näher eingehen. Für uns ist von besonderer Bedeutung, daß auch bei den nichtkletternden Arten die verschiedensten Organe haptotropische

---

1) Auf die Beziehungen zwischen Seismonastie und Haptotropismus wurde schon in Kap. XII des ersten Teils ausführlich hingewiesen.

Sensibilität besitzen können; sie tritt ebensowohl bei Blattstielen, Laubsprossen, Infloreszenzachsen und Blütenstielen auf. Diese Tatsache macht es begreiflich, wie jedes dieser Organe sich zu einem Greiforgan entwickeln konnte. Wie unsere Experimente nun weiterhin ergeben haben, ist es bald der Blattstiel, bald der Sproß, der eine größere Sensibilität besitzt, und man kann sich leicht vorstellen, wie solche individuellen Verschiedenheiten den Gang der phylogenetischen Entwicklung bestimmen konnten. Im einen Fall werden, wenn wir gleich die höchsten Phasen herausgreifen wollen, Phyllom-, im andern Kaulomranker entstehen. Dazwischen liegt aber ein weiter Weg der Umbildung und Ausgestaltung. Aus der ungemein formenreichen Gruppe der Kletterpflanzen lassen sich die einzelnen Etappen der Entwicklung noch deutlich herausschälen. Wesentlich ist, daß vielfach die Funktion vorhanden ist, ohne daß dies morphologisch irgendwie zum Ausdruck kommt. So besitzen die Zweige vieler Zweigklimmer durchaus normales Aussehen und normale Beblätterung, die rankenden Blütenstiele von *Vitis serjaniaefolia* tragen Blüten, und auch die Blätter der Blattstielkletterer zeigen, wenn man von einigen Besonderheiten des Gefäßbündelverlaufs absieht, keine augenfälligen Merkmale ihrer biologischen Aufgabe. Erst im weiteren Verlauf setzt dann die Umgestaltung ein, und schließlich entsteht gleichzeitig auf verschiedenen unabhängigen Entwicklungslinien die Ranke, ein Gebilde, dem man seine Herkunft nicht mehr ansieht. Darüber findet sich eine reiche Fülle von Beobachtungsmaterial bei Schenck (48) in seiner umfassenden Arbeit über Lianen. Gerade die deszendenztheoretisch bedeutsamen Gesichtspunkte sind in diesem Werke besonders scharf hervorgehoben.

Schenck nimmt nun an, daß bei der Entstehung der Lianen (im weitesten Sinn) der Lichtmangel eine entscheidende Rolle gespielt habe. Er stützt sich dabei auf die Tatsache, daß Pflanzen, wenn sie aus dem Licht in den Waldesschatten versetzt werden, ihre Internodien bedeutend strecken und in eine Phase beschleunigten Wachstums eintreten. „Von den Exemplaren werden nach Versetzung in den Wald diejenigen blühen und fruchten, welche am höchsten, bis in die Kronen der Stützbäume hinein, gelangt sind, mithin am besten sich zu kletternder Lebensweise erprobt haben, und diese werden die für das Klettern günstigen Eigenschaften auf die Nachkommen vererben und infolge der Selektion verstärken.“

Auf Grund unserer Feststellungen können wir nun noch einen Schritt weiter gehen. Die durch das Waldesdunkel hervorgerufene Wachstumsbeschleunigung muß ihren Einfluß auch nach anderer Richtung geltend machen. Wie wir gesehen haben, gaben bei totaler Verdunkelung die Keimlinge sämtlicher untersuchten Pflanzenarten haptotropische Krümmungen. In derselben Weise, wenn auch nicht so ausgeprägt, wird der Waldesschatten, wo die Lianen ja zu Hause sind, wirken. Etiolement und haptotropisches Reaktionsvermögen sind Eigenschaften, die einander proportional sind. Dazu kommt aber noch ein weiterer Umstand. Bei ausgeprägten Kletterpflanzen ist der Stengel meistens sehr schlaff und darauf angewiesen, sich an eine Stütze anzuschmiegen. Wo noch keine besonderen Greiforgane ausgebildet sind, da bedarf es anderer Mittel, um ein Abgleiten zu vermeiden. Dieser Aufgabe dienen besonders bei den primitivsten Lianen, den Spreizklimmern, Haare, die oft in sehr zweckentsprechender Weise gebaut sind (Reusenhaare). Nun haben vor allem die Versuche des XIII. Kap. ergeben, daß gerade behaarte Pflanzenarten in auffallendem Maße zu haptotropischen Krümmungen neigen und in dieser Beziehung glatten Objekten weitaus überlegen sind.

So stellen schnelles Wachstum und starke Behaarung zwei Merkmale dar, die bei der Mehrzahl der primitiven Lianen zweifellos vorhanden und einer Entwicklung von Greiforganen besonders günstig sind. Leider war die Zahl der mir zur Verfügung stehenden Spreizklimmer zu gering, um den sicheren Nachweis zu erbringen, daß hier allgemein die Kontaktreizbarkeit gegenüber den nichtkletternden Pflanzen erhöht ist. Sichere Anhaltspunkte dafür boten sich aber bei den andern untersuchten Gruppen von Kletterpflanzen, bei denen durchweg auch in den nicht zum Festhalten bestimmten Organen eine erhöhte Sensibilität zutage trat; die entsprechenden Daten sind in Tab. XLVII zusammengestellt. Es zeigt sich, daß schon bei den Schlingpflanzen ein deutlicher Fortschritt gegenüber der ersten Gruppe zu verzeichnen ist. Die Zahl der Arten, die mit ihren Blattstielen und Sprossen haptotropische Krümmungen ausführen, ist etwa doppelt so groß. Hätte Darwin (11) recht, daß die Schlingpflanzen die Ausgangsformen für Blattstielkletterer und Rankenpflanzen darstellen, eine Annahme, die er dadurch stützt, daß manche Blattstielkletterer winden, und daß es Gattungen gibt, die gleichzeitig Blattstielkletterer, Schling- und Rankenpflanzen enthalten, hätte Darwin in diesem Punkte recht, dann würde unser Nachweis der erhöhten Kontaktreizbarkeit als

weiteres Argument angeführt werden können. Aber Schenck betont mit Recht, daß die von Darwin herbeigezogenen Fälle bloß Ausnahmen sind, und daß Winden und Ranken Eigenschaften darstellen, die sich im allgemeinen ausschließen und deshalb gerade so selten miteinander vereint vorkommen. Schlingpflanzen und Rankenpflanzen stellen demnach zwei selbständige Entwicklungslinien dar, die ihr ausgeprägtes haptotropisches Reaktionsvermögen von ihren mutmaßlichen Vorfahren, den Spreizklimmern, überkommen haben. Bei den Schlingpflanzen wurde diese Fähigkeit nicht weiter ausgewertet, da das Winden um die Stütze ausreichend schon allein durch Geotropismus und Zirkumnutation ermöglicht wird, und die Kontaktreizbarkeit infolgedessen höchstens eine ergänzende Rolle spielt. Bei den Rankenpflanzen und ihren Vorläufern war es aber gerade der Haptotropismus, der mehr und mehr gesteigert wurde und so die Handhabe für die kletternde Lebensweise bot.

Tabelle XLVII[1]).

Versuchspflanze	Blattstiele			Laubsprosse			Inflores-zenzachse			Blütenstiele		
	Zahl d. untersuchten Arten	Zahl der reagierend. Arten	dasselbe in %	Zahl d. untersuchten Arten	Zahl der reagierend. Arten	dasselbe in %	Zahl d. untersuchten Arten	Zahl der reagierend. Arten	dasselbe in %	Zahl d. untersuchten Arten	Zahl der reagierend. Arten	dasselbe in %
Nichtklett. Pflanzen .	66	21	32	32	10	31	34	13	38	36	7	19
Schlingpflanzen . .	13	9	69	24	12	50						
Blattstielkletterer .	16	16	100	13	12	92				8	6	75
Rankenpflanzen . .	19	9	47	19	10	53	8	5	63			

Vielleicht liegt der Fall gerade umgekehrt, als Darwin meint. Es ist möglich, daß die Blattstielkletterer, die gleichzeitig winden, diese Fähigkeit erst nachträglich erworben haben, eben infolge ihrer Kontaktreizbarkeit, die, wie unsere Tabelle zeigt, in hohem Maße auch dem Laubsproß zu eigen ist. Es sind einige Merkmale vorhanden, welche die Windungsart der typischen Schlingpflanzen von derjenigen der Blattstielkletterer unterscheiden. Während bei jenen die Windungen ungemein regelmäßig ausgebildet sind, weisen sie bei diesen große Unregelmäßigkeiten auf, gerade Strecken sind eingeschaltet und, was besonders wichtig ist, die Winderichtung ist nicht konstant, sondern wechselt von Zeit zu Zeit. Das gilt von

1) Gegen Tab. III der vorläufigen Mitteilung erweitert.

Lophospermum, das gilt von den hier in Betracht kommenden *Clematis*-Arten, das gilt aber auch, wie hier anschließend bemerkt sein mag, von *Cuscuta*, für die Berührungsempfindlichkeit schon lange nachgewiesen worden ist (41, 43). Und gerade bei dieser Pflanze hat sich gezeigt, daß sie auch horizontale Stützen zu umwinden vermag, eben weil das Winden hier vom Geotropismus unabhängig ist.

Daß auch bei *Lophospermum* das Winden eine Folge der Kontaktreizbarkeit ist, geht aus einer Angabe Darwins hervor, wonach der Sproß eine dargebotene Stütze ergreift und ähnlich wie eine Ranke umklammert.

Wir hätten demnach zwei Arten von Winden zu unterscheiden:

1. solches, das im wesentlichen durch Zusammenwirken von Zirkumnutation und Geotropismus bedingt ist und zu ideal ausgebildeten Spiralen führt; hierher gehören die eigentlichen Schlingpflanzen;
2. solches, das der Kontaktreizbarkeit seine Entstehung verdankt und durch unregelmäßige, stellenweise unterbrochene, der Richtung nach wechselnde Umläufe charakterisiert ist; hierher ist außer den schon genannten Fällen vielleicht auch zu rechnen das gegenseitige Sichumschlingen von etiolierten Keimlingen, ferner das Umwinden von Algenfäden, Pilzhyphen und Moosrhizoiden.

Während also die Schlingpflanzen eine selbständige Stellung einnehmen, sind die Zweigklimmer und die Blattstielkletterer als die Übergangsglieder von den Spreizklimmern zu den Rankenpflanzen anzusehen. Dafür gibt es zweifellose Belege, auf die Schenck hinweist. Wir können uns vorstellen, daß Kontaktkrümmungen, die ursprünglich wohl mehr zufälligerweise entstanden, durch Anpassungsvorgänge immer weiter ausgebildet wurden. Dieser Prozeß braucht sich aber nicht so schematisch abgespielt zu haben, daß auf der einen Seite bloß die Sensibilität der Blattstiele, auf der anderen diejenige bestimmter Achsenorgane verstärkt wurde, vielmehr nahm wohl in der Mehrzahl der Fälle die Empfindlichkeit im gesamten Organismus zu. Darauf deutet das Verhalten der Blattstielkletterer hin (s. Tab. XLVII). Fast bei sämtlichen untersuchten Arten sind auch die Laubsprosse und die Blütenstiele berührungsempfindlich und zwar in solchem Grade, daß z. T. schon nach 5maligem Streichen deutliche Reaktionen eintreten, und daß

bei stärkerer Reizung eine Ablenkung von 90° erzielt werden kann. Darwin, der schon zwei Fälle derart kannte (Sprosse von *Lophospermum scandens* und Blütenstiele von *Maurandia semperflorens*), spricht die Vermutung aus, daß sich die Berührungsempfindlichkeit erst sekundär von dem Greiforgan auf die anderen Pflanzenteile verbreitet habe. „Wir dürfen vermuten, daß infolge des Prinzips der Korrelation das Bewegungsvermögen von jungen Internodien auf die Blütenstiele und die Empfindlichkeit von den Blattstielen auf die Blütenstiele übertragen worden“ (11).

Man kann in dieser Frage aber auch anderer Ansicht sein, und unsere Ergebnisse sprechen eher für die Deutung, daß bei dem Übergang zur kletternden Lebensweise die haptotropische Sensibilität im ganzen Organismus gleichzeitig gesteigert wurde, aber nicht gleichmäßig, sondern derart, daß die Blätter allmählich einen immer weiteren Vorsprung erlangten. Die Blattstielkletterer stellen in dieser Hinsicht den primitiveren Typus dar. Bei ihnen ist der Unterschied der Empfindlichkeit zwischen Blattstielen und übrigen Organen noch nicht so ausgeprägt. Bei den Rankenpflanzen dagegen ist die Abstufung viel weiter fortgeschritten, einmal deswegen, weil in den Ranken selbst die Sensibilität eine außerordentliche Höhe erreicht hat, dann aber auch deshalb, weil die anderen Teile, wie aus der Tab. XLVII zu ersehen ist, nicht in derselben Weise Schritt gehalten haben, wie bei den Blattstielkletterern. Immerhin ist auch hier gegenüber den nichtkletternden Pflanzen ein deutlicher Fortschritt vorhanden.

Aber die Rankenpflanzen erweisen sich noch in anderer Hinsicht als die höher stehende Gruppe; denn ihre weitergehende Differenzierung gibt sich auch darin zu erkennen, daß die Sensibilität selbst ihren Charakter geändert hat. Denn in derselben Weise wie die etiolierten Keimlinge reagieren die Blattstielkletterer — sowohl Blattstiele als auch Sprosse — vielfach auch dann, wenn sie mit Gelatinestäbchen und Wasserstrahl gereizt werden. Dieses Vermögen geht den Ranken trotz ihrer hohen Empfindlichkeit für anders geartete Reizung ab. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir dieser Tatsache eine biologische Interpretierung geben. Wäre die Sensibilität für gleichmäßigen Druck in demselben Maße gesteigert worden, wie die für verschieden starke Beanspruchung diskreter Punkte, dann müßten die Ranken sich bei jedem Regenfall einrollen. Ihre Verhaltungsweise ist also durchaus zweckmäßig, wenngleich wir noch nicht einsehen, auf welchem Wege diese Anpassung erreicht wurde.

Zusammenfassung der Resultate.

Die theoretischen Folgerungen aus unseren Experimenten sind in Kap. XII und XX gegeben. Hier sollen nur die unmittelbaren Versuchsresultate ganz kurz zusammengestellt werden.

I. Versuche mit etiolierten Keimlingen.

1. Haptotropische Krümmungen treten bei allen Arten auf; sie sind um so auffälliger, je raschwüchsiger und zarter das Objekt ist. Bei *Agrostemma Githago* kann im besten Fall die Reaktion schon nach einer Minute einsetzen und so weit fortschreiten, daß die Kotyledonen den Boden berühren. Der Krümmungsvorgang setzt in der maximalen Wachstumszone ein und breitet sich von da aus auf die benachbarten noch streckungsfähigen Zonen aus. Die erste positive Krümmung geht häufig in eine negative über.

2. Je stärker die Reizung ist, desto größer ist die Zahl der reagierenden Individuen, desto größer ist der Ablenkungswinkel und desto geringer ist die Reaktionszeit. Die beiden letzten Punkte haben aber nur Gültigkeit bis zu einer gewissen oberen Grenze, von der ab Überreizung eintritt. Bei kontinuierlicher Reizung scheint ähnlich wie bei *Mimosa* Gewöhnung stattzufinden.

3. Bei der Reizung alternierender Flanken hat sich das Webersche Gesetz als gültig erwiesen. Die Zahl der eintretenden Reaktionen ist abhängig von dem relativen Verhältnis der Streichzahlen. Dieselbe absolute Reizdifferenz ist um so wirkungsloser, je höher die Streichzahl ist. Ein Maß für die Unterschiedsempfindlichkeit liefert die Tatsache, daß ein Reizverhältnis von 10 : 9 noch bei fast $^1/_3$ der Individuen zu Krümmungen im Sinne der stärkeren Reizung führt.

4. Versuche mit lokalisierter Reizung ergaben, daß die Sensibilität bei den Dikotyledonenkeimlingen über den ganzen Keimstengel verbreitet ist. Meistens findet eine Reizleitung in akropetaler und basipetaler Richtung statt, die oft mehrere Zentimeter erreicht. Manche Keimlinge reagieren auch dann, wenn eine ausgewachsene Zone der Stengelbasis gerieben wird; die Krümmungen erscheinen dann außerhalb der Perzeptionszone.

5. Die Gramineen zeigen ihrem abweichenden Bau entsprechend besondere Verhältnisse. Beim *Avena*-Typus ist die ganze Koleoptile ausschließlich einer nahezu empfindungslosen Spitzenzone etwa, gleich sensibel, während das Hypokotyl, falls es entwickelt wird

erheblich zurücksteht. Der *Panicum*-Typus zeigt umgekehrtes Verhalten. Das Hypokotyl ist maximal, die Koleoptile schwach empfindlich. Auch bei den Gramineen kommen Reizleitungen vor, die nach beiden Richtungen über die Grenze von Koleoptile und Hypokotyl fortschreiten können.

6. Reaktionen erfolgen fast durchweg auch dann, wenn die Keimlinge mit Gelatinestäbchen und Wasserstrahl gereizt werden; doch sind die Krümmungen schwächer. Bei *Vaccaria parviflora* wurde ein freilich unbedeutender Erfolg selbst dann erzielt, wenn die Keimstengel mit der rheotropischen Versuchsanordnung einem langsamen Wasserstrom ausgesetzt wurden.

7. Werden die Keimlinge vor der haptotropischen Reizung dekapitiert, dann erscheinen bei den Dikotyledonen die Reaktionen meistens stark gedämpft, während bei den Gramineen eine solche Hemmung fast stets ausbleibt. Reizt man die Spitze lokal und dekapitiert dann nach einer Minute den Keimling 1 cm unterhalb der Perzeptionszone, dann führt mitunter der Stumpf ungeachtet der Operation eine Kontaktkrümmung aus.

8. Haptotropische Sensibilität läßt sich auch bei älteren Keimlingen nachweisen, die schon mehrere Internodien besitzen. Die Reizleitung kann hier über die Internodiengrenzen fortschreiten.

9. Positiver Haptotropismus zeigte sich ferner bei den Seitenwurzeln von *Phaseolus multiflorus*, den Blattstielen von *Lupinus albus* und *Phaseolus multiflorus* und der Lamina von *Allium Cepa*.

II. Versuche mit älterem, nichtetioliertem Material (Gewächshaus- und Freilandpflanzen).

10. Reizt man die Blattstiele, Laubsprosse, Infloreszenzachsen und Blütenstiele von Phanerogamen durch häufiges Streichen, so erhält man etwa bei $^1/_3$ der Arten positive Reaktionen. Die Krümmungen sind naturgemäß schwächer als bei Keimlingen, die Reaktionszeit ist länger. Behaarte Objekte besitzen meist eine erhöhte Empfindlichkeit. Auch Reizleitungsvorgänge treten auf, die über die Internodiengrenzen hinübergreifen und 5 cm umfassen können. Gelatinereizung ist in vereinzelten Fällen erfolgreich.

11. Gegenüber den nichtkletternden Pflanzen besitzen die Windepflanzen ein erhöhtes Maß von Kontaktreizbarkeit sowohl in Blattstielen als auch Sprossen. Bei *Humulus lupulus* konnte durch gegen-

sinnige Reizung ein Ablösen von der Stütze erzielt werden. Für das Windephänomen ist die Sensibität jedoch wohl nur von sehr nebensächlicher Bedeutung.

12. Bei den Blattstielkletterern ist die Kontaktempfindlichkeit keineswegs auf die Blattstiele beschränkt, sondern fast ausnahmslos geben auch Laubsprosse und Blütenstiele auffallende haptotropische Reaktionen. Ablenkungen von 90° sind keineswegs selten; die Reaktionszeit ist im Vergleich zu den nichtkletternden Pflanzen stark verkürzt. Bei *Clematis*-Arten kann der Reiz bis zu 1 dm geleitet werden. Bei den behaarten Formen ist auch Reizung mit Gelatine und Wasserstrahl wirksam.

13. Bei den Rankenpflanzen ist die Berührungsempfindlichkeit in dem übrigen Organismus nicht so stark erhöht wie bei den Blattstielkletterern. Immerhin zeigen sie, wie die beiden vorstehenden Gruppen, vor den Nichtkletterern einen deutlichen Vorsprung. Eine Proportionalität zwischen der Empfindlichkeit der Ranken und jener der Blattstiele und Laubsprosse besteht nicht.

14. Ob auch bei den Spreizklimmern, Wurzelkletterern und Insektivoren die Kontaktreizbarkeit in Blatt- und Achsenorganen allgemein erhöht ist, müßte erst durch ausgedehntere Versuche entschieden werden. Die Zahl der untersuchten Arten ist zu gering, um sichere Schlüsse zuzulassen. Bei den seismonastischen Pflanzen ist wenigstens in den in reicherem Maße herangezogenen Blattstielen keine Steigerung der Sensibilität nachweisbar.

15. Auch bei den Kryptogamen besitzt der Haptotropismus, soweit dies untersucht ist, anscheinend weite Verbreitung, ohne indes in allen Stämmen zu biologischer Ausbeutung geführt zu haben. Besonders günstige Objekte stellen die Spindeln der meisten Farnarten dar.

Anhang.

Zu Kap. II. Zusammenhang zwischen Reizstärke und Reaktionsverlauf.

Tabelle XLVIII. *Avena sativa.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:			Dasselbe in Prozent:		
		20′	40′	60′	20′	40′	60′
20	33	30	33	33	91	100	100
5	26	23	26	26	88	100	100
1	41	6	15	18	15	37	44

Tabelle XLIX. *Bidens tripartita.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				Dasselbe in Prozent:			
		20′	40′	60′	80′	20′	40′	60′	80′
20	12	7	10	11	11	58	82	92	92
5	17	6	11	12	12	35	65	70	70
1	26	1	5	5	5	4	19	19	19

Tabelle L. *Helianthus annuus.*

Streichzahl	Zahl d. Individuen	Es haben reagiert nach:							Dasselbe in Prozent:						
		20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′	20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
100	6	3	5	6	6	6	6	6	50	83	100	100	100	100	100
50	16	7	10	13	15	15	15	15	44	63	81	94	94	94	94
20	14	1	3	6	8	10	11	12	7	21	43	57	71	79	86

Tabelle LI. *Hordeum vulgare.*

Streichzahl	Zahl d. Individuen	Es haben reagiert nach:							Dasselbe in Prozent:						
		20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′	20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
20	42	15	25	29	32	32	32	32	36	60	69	76	76	76	76
1	40	1	7	12	15	17	20	20	3	18	33	38	43	50	50

Tabelle LII. *Linum usitatissimum.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				Dasselbe in Prozent:			
		20′	40′	60′	80′	20′	40′	60′	80′
20	11	9	11	11	11	82	100	100	100
10	21	17	19	19	19	81	90	90	90
1	30	10	15	17	18	33	50	57	60

Tabelle LIII. *Panicum miliaceum.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
		20′	40′	60′	80′	100′	20′	40′	60′	80′	100′
20	21	17	20	21	21	21	81	95	100	100	100
10	24	18	22	22	22	23	75	92	92	92	96
5	24	12	21	22	23	23	50	88	92	96	96
1	26	10	15	16	19	20	38	58	67	79	83

Tabelle LIV. *Ricinus communis.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						Dasselbe in Prozent:					
		20′	40′	60′	80′	100′	180′	20′	40′	60′	80′	100′	180′
100	8	1	2	4	7	8	8	13	25	50	88	100	100
10	17	0	1	2	5	7	10	0	6	12	29	41	58

Tabelle LV. *Secale cereale.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				Dasselbe in Prozent:			
		20′	40′	60′	80′	20′	40′	60′	80′
20	47	25	38	39	39	53	81	83	83
10	31	11	17	18	19	35	55	58	61

Tabelle LVI. *Silybum Marianum.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						Dasselbe in Prozent:					
		20′	40′	60′	80′	100′	120′	20′	40′	60′	80′	100′	120′
20	24	6	11	17	19	19	19	25	46	71	79	79	79
10	32	1	2	9	12	12	15	3	6	28	38	38	47
5	32	0	0	6	7	8	13	0	0	19	22	25	41

Tabelle LVII. *Triticum vulgare.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
		20′	40′	60′	80′	120′	20′	40′	60′	80′	120′
20	31	25	29	29	29	29	81	94	94	94	94
10	26	8	16	19	19	19	31	62	73	73	73
1	67	14	25	33	35	37	21	37	49	54	55

Tabelle LVIII. *Zea Mays.*

Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						Dasselbe in Prozent:					
		20′	40′	60′	80′	100′	180′	20′	40′	60′	80′	100′	180′
50	14	5	12	14	14	14	14	36	86	100	100	100	100
10	6	1	3	6	6	6	6	17	50	100	100	100	100
1	18	1	1	3	5	5	6	6	6	16	28	28	33

Zu Kap. III. Reizung alternierender Flanken.

Tabelle LIX. *Agrostemma Githago.*

Verhältnis der Streichzahlen	Zahl der Individuen	Es haben reagiert in Prozent
1 : 0	40	70
5 : 4	37	57
10 : 9	58	29

Tabelle LX. *Vaccaria parviflora.*

Verhältnis der Streichzahlen	Zahl der Individuen	Es haben reagiert (in %)	Verhältnis der Streichzahlen	Zahl der Individuen	Es haben reagiert (in %)	Verhältnis der Streichzahlen	Zahl der Individuen	Es haben reagiert (in %)
1 : 0	17	29	5 : 0	18	67	10 : 0	18	72
5 : 4	32	19	10 : 5	23	52	20 : 10	16	50

Zu Kap. IV. Lokalisierte Reizung bei Dikotyledonen.

Bei den Serien mit lokaler Reizung bedeutet:

arabische Ziffer: Perzeptionszone gekrümmt;

" " mit Strich: nicht Perzeptionszone, sondern maximale Wachstumszone gekrümmt;

römische " ganzer Keimling gekrümmt.

Tabelle LXI. *Brassica Napus* (schlechte Leitung!).

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					
			20′	40′	60′	80′	100′	120′
Total	50	8	6	8	8	8	8	8
Spitze (4 mm) . .	50	30	4	8	11	II, 10	II, 11	II, 12
Basis (4 mm) . . .	50	19	0	7	11	12	13	13

Tabelle LXII. *Helianthus annuus* (6—10 cm hoch).

(Günstige Serie; sonst im Kontrollversuch [ungereizt] gewöhnlich mehr Nutationskrümmungen.)

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
Total	50	16	7	10	13	15	15	15	15
Spitze d. Keiml. (1 cm)	50	18	2	5	8	9	II, 10	V, 7	VI, 6
Basis " " "	50	25	0	0	5′	11′	I, 12′	I, 13′	VII, 7′
Kontrolle (ungereizt)	0	19	0	0	1	2	2	2	3

Tabelle LXIII. *Lupinus albus* (6—8 cm).

Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:			
			1 h	2 h	3 h	4 h
Keimling total . .	50	23	9	18	20	20
Spitze d. Keiml. (1 cm)	50	17	0	8	IV, 7	VI, 8
Basis " " "	50	23	1	3, I, 1′	9, I, 3′	8, II, 3′

Tabelle LXIV. *Vaccaria parviflora.*

Art der Reizung	Streich-zahl	Zahl der Indi-viduen	Es haben reagiert nach:						
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
Keimling total . .	50	13	5	11	13	13	13	13	13
Spitze d. Keiml. (4 mm)	50	13	1	II, 1	III, 1	III, 6	III, 6	IV, 5	VII, 2
Basis " " "	50	14	1	II, 2	II, 3	II, 3, 1′	III, 3, 1′	IV, 3	IV, 3

Tabelle LXV. Spitze des Keimlings total gereizt (4—10 mm).

Versuchspflanze	Streich-zahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
Beta vulgaris . .	20	18	1	I, 6	VI, 7	VII, 7	VII, 7	VII, 7	VII, 7
Bidens tripartita .	50	23	3	5	II, 4	II, 5	II, 5	II, 5	II, 5
Linum usitatissimum	50	15	2	I, 2	I, 6	III, 4	V, 2	V, 2	V, 2
Phaseolus multiflorus	50	30	I, 4	II, 4	II, 9	III, 15	VIII, 18	X, 17	XI, 18
Ricinus communis .	50	25	5	II, 6	IV, 7	VIII, 7	VIII, 8	VIII, 9	VIII, 12

Zu Kap. V. Lokalisierte Reizung bei Gramineen.

Tabelle LXVI. *Secale cereale* (gereizte Zone 4 mm).

Art der Reizung	Streich-zahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
Koleoptile, total .	20	47	25	38	39	39	39	39	39
Spitze d. Koleopt.	20	25	II, 2	IV, 1	V, 1	VI, 1	VI, 1	VI, 1	VI, 1
1 cm von d. Spitze	20	32	I, 9	III, 15	III, 23	III, 23	III, 23	III, 23	III, 23
Basis d. Koleopt.	20	26	2	I, 6	I, 14	III, 14, 1′	IV, 14, 1′	V, 14	V, 14

Tabelle LXVII. *Triticum vulgare* (gereizte Zone 4 mm).

Art der Reizung	Streich-zahl	Zahl der Indi-viduen	Es haben reagiert nach:					
			20′	40′	60′	80′	100′	120′
Koleoptile, total . .	20	31	25	29	29	29	29	29
1 cm von der Spitze	20	11	2	5	I, 6	I, 6	I, 6	II, 5
Basis der Koleoptile	20	10	2	III, 5	IV, 4	IV, 4	IV, 4	IV, 4

Tabelle LXVIII. *Sorghum vulgare.*

Art der Reizung	Streich-zahl	Zahl d. Indi-viduen	Reaktionsbild nach 2 Stunden
Keimling, total	20	26	Alle 26 Keimlinge haben sich gekrümmt. Koleoptile nur dann und wann an der Reaktion beteiligt.
Koleoptile, total	20	18	12 Keimlinge: Krümmung in der Perzeptionszone; 2 „ : Koleoptile + Hypokotyl gekrümmt; 2 „ : bloß Hypokotyl (Spitze) gekrümmt.
Koleoptile, Spitze	20	22	Bei 2 Keimlingen Krümmung in der Perzeptionszone; sonst keine Reaktionen.
Hypokotyl, total	20	23	22 Keimlinge haben sich gekrümmt; Koleoptile fast ausnahmslos gerade.
Hypokotyl, Spitze	20	15	Bei 4 Keimlingen die Perzeptionszone, bei 9 Keimlingen das ganze Hypokotyl gekrümmt.
Hypokotyl, Basis	20	11	Bei 2 Keimlingen das ganze Hypokotyl gekrümmt.

Zu Kap. VI. Reizung mit Gelatine und Wasserstrahl.

Tabelle LXIX. *Bidens tripartita.*

Reizmittel	Streich-zahl	Zahl d. Indi-viduen	Es haben reagiert nach:				Dasselbe in Prozent:			
			20′	40′	60′	80′	20′	40′	60′	80′
Gelatinestab	5	14	0	0	1	1	0	0	7	7
„	10	19	2	3	3	3	11	16	16	16
„	20	19	3	5	5	5	16	26	26	26
„	50	12	2	3	4	4	17	25	33	33

Tabelle LXX. *Agrostemma Githago.*

Reiz-mittel	Streich-zahl	Zahl d. Indi-viduen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
			20′	40′	60′	80′	100′	20′	40′	60′	80′	100′
Gelatine . .	1	31	1	3	6	15	16	3	10	19	48	52
Kork . . .	1	40	10	24	28	28	28	25	60	70	70	70
Gelatine . .	10	21	6	11	14	15	15	29	52	67	71	71
Kork . . .	10	33	12	26	31	32	32	36	79	93	97	97

Tabelle LXXI. *Beta vulgaris.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				Dasselbe in Prozent:			
			20′	40′	60′	80′	20′	40′	60′	80′
Gelatine	20	10	3	5	8	8	30	50	80	80
Kork	20	14	7	13	14	14	50	93	100	100

Tabelle LXXII. *Brassica Napus.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
			20′	40′	60′	80′	100′	20′	40′	60′	80′	100′
Gelatine . .	5	16	1	2	4	4	5	6	13	25	25	31
Kork . . .	5	22	20	21	21	21	21	91	95	95	95	95
Gelatine . .	10	14	4	8	8	8	8	29	57	57	57	57
Kork . . .	10	18	14	18	18	18	18	78	100	100	100	100

Tabelle LXXIII. *Linum usitatissimum.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						Dasselbe in Prozent:					
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	20′	40′	60′	80′	100′	120′
Gelatine . .	10	5	0	0	0	1	1	1	0	0	0	20	20	20
Kork . . .	10	21	12	19	20	20	20	20	57	90	95	95	95	95
Gelatine . .	20	13	0	1	3	4	4	5	0	8	23	31	31	38
Kork . . .	20	11	9	11	11	11	11	11	82	100	100	100	100	100

Tabelle LXXIV. *Panicum miliaceum.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					Dasselbe in Prozent:				
			20′	40′	60′	80′	100′	20′	40′	60′	80′	100′
Gelatine . .	20	19	6	8	8	9	9	32	42	42	47	47
Kork . . .	20	21	17	20	21	21	21	81	95	100	100	100

Tabelle LXXV. *Secale cereale.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl d. Individuen	Es haben reagiert nach: 20′	40′	60′	80′	100′	Dasselbe in Prozent: 20′	40′	60′	80′	100′
Gelatine . .	10	14	0	0	2	3	4	0	0	14	21	29
Kork . . .	10	57	22	36	39	40	40	39	63	68	70	70
Gelatine . .	20	13	3	5	5	7	7	23	38	38	54	54
Kork . . .	20	47	25	38	39	39	39	53	81	83	83	83

Tabelle LXXVI. *Triticum vulgare.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl d. Individuen	Es haben reagiert nach: 20′	40′	60′	80′	100′	Dasselbe in Prozent: 20′	40′	60′	80′	100′
Gelatine . .	10	11	1	3	4	5	5	9	27	36	45	45
Kork . . .	10	22	8	12	15	15	15	36	55	68	68	68
Gelatine . .	20	12	5	7	9	9	9	42	58	75	75	75
Kork . . .	20	22	17	20	20	20	20	77	91	91	91	91

Tabelle LXXVII. *Vaccaria parviflora.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl d. Individuen	Es haben reagiert nach: 20′	40′	60′	80′	100′	Dasselbe in Prozent: 20′	40′	60′	80′	100′
Gelatine . .	20	20	1	3	4	4	4	5	15	20	20	20
Kork . . .	20	16	3	9	12	13	13	19	56	75	81	81
Gelatine . .	50	15	2	4	6	7	7	13	27	40	47	47
Kork . . .	50	13	5	11	13	13	13	39	85	100	100	100

Tabelle LXXVIII. *Vicia Faba.*

Reizmittel	Streichzahl	Zahl d. Individuen	Es haben reagiert nach: 20′	40′	60′	80′	100′	Dasselbe in Prozent: 20′	40′	60′	80′	100′
Gelatine . .	20	16	1	1	1	2	2	6	6	6	13	13
Kork . . .	20	20	8	9	16	16	16	40	45	80	80	80
Gelatine . .	50	16	0	1	3	4	5	0	6	19	25	31
Kork . . .	50	14	3	11	12	13	13	21	79	93	93	93

Zu Kap. VIII. Versuche mit dekapitierten Keimlingen.

Tabelle LXXIX

(5 – 8 mm dekapitiert; dann Stumpf [total] gereizt).

Versuchspflanze	Art der Reizung	Streichzahl	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:				
				20′	40′	60′	80′	100′
Sinapis alba . . .	dekapitiert	50	28	5	7	8	8	8
„ „ . . .	nicht dekapit.	50	8	6	8	8	8	8
Brassica Napus . .	dekapitiert	10	13	12	13	13	13	13
„ „ . .	nicht dekapit.	10	18	14	18	18	18	18
„ „ . .	dekapitiert	20	15	1	2	2	3	3
„ „ . .	nicht dekapit.	20	14	12	14	14	14	14
Vaccaria parviflora .	dekapitiert	1	32	2	7	12	15	16
„ „ .	nicht dekapit.	1	39	6	13	15	16	17
„ „ .	dekapitiert	50	14	0	2	5	9	10
„ „ .	nicht dekapit.	50	13	5	11	13	13	13

Zu Kap. IX. Versuche mit älterem Keimlingsmaterial.

Tabelle LXXX. *Phaseolus multiflorus* (Streichzahl 100).

Zahl der entwickelten Internodien	Gereizte Zone	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
1 (Epikotyl) . .	Epikotyl	14	9	11	13	14	14	14	14
2 . .	oberstes Internodium	13	4	8	10	13	13	13	13
3 . .	desgl.	15	4	9	11	13	14	14	15

Tabelle LXXXI. *Pisum sativum* (Streichzahl 100).

Zahl der entwickelten Internodien	Gereizte Zone	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
			20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
1 (Epikotyl) . .	Epikotyl	9	4	5	6	7	7	8	8
2 . .	oberstes Internodium	11	5	6	6	6	6	7	7
5—6 . .	desgl	18	7	11	12	12	12	12	12

Tabelle LXXXII. *Vicia Faba.*

(Zahl der entwickelten Internodien 2—3; Streichzahl 100. Bedeutung der Ziffern wie in Kap. IV, Anhang).

Gereizte Zone	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
		20′	40′	60′	80′	100′	120′	180′
Oberstes Internodium	27	I	I, 5	I, 7	I, 9	I, 11	II, 10	II, 10
Zweitoberstes Internodium	33	I, 8	I, 12, 1′	II, 13, 1′	II, 15, 1′	III, 14, 1′	III, 16, 1′	III, 16, 1

Zu Kap. XIII. Nichtkletternde Blütenpflanzen.

Wo in einer Serie die Hälfte oder mehr reagierten, ist dies durch vorangestelltes ! gekennzeichnet. Stärker seismonastische Objekte sind fett gedruckt.

1. Blattstiele.

a) Es reagierten: *Acer platanoides, !Apium graveolens, Circaea lutetiana, Dahlia pinnata, !Heuchera caulescens, Laburnum vulgare, Lupinus albus,* ***Oxalis acetosella, O. arborea, O. caprina, O. lasiandra, O. latifolia,*** *Pelargonium zonale, Petroselinum sativum, Primula sinensis, Potentilla thuringiaca, Ranunculus repens, Salvia officinalis, Soja hispida, Solanum Lycopersicum, Viola odorata.*

b) Es reagierten nicht: *Acanthopanax spinosa, Abutilon Sasswitzer Ruhm, Aegopodium Podagraria, Aesculus hippocastanum, Althaea narbonensis, Ariopsis peltata, Asarum europaeum, Atriplex hortensis, Begonia hirtella, Bidens grandiflora, Brassica Napus, Calla Devoniensis, Cannabis sativa, Chenopodium opulifolium,* ***Desmodium gyrans,*** *Dicentra spectabilis, Epilobium roseum, Fagopyrum esculentum, Galinsoga parviflora, Heteranthera reniformis, Hydrocotyle vulgaris, Hydrolea spinosa, Leucophaë candidissima, Malva mauritiana, Mercurialis annua,* ***Mimosa pudica, Oxalis carnosa, O. corniculata, O. crassicaulis, O. incarnata, O. purpurea, O. stricta, O. tetraphylla, O. valdiviensis, O. variabilis,*** *Ribes Grossularia, Robinia viscosa, Rubus*

idaeus, *Rumex scutatus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sambucus nigra*, *Sinapis arvensis*, *Sida Napaea*, *Syringa vulgaris*, *Xanthium Strumarium*.

2. Laubsprosse.

a) Es reagierten: *Achimenes longiflora*, *Epilobium roseum*, *Galinsoga parviflora*, *!Isoloma hirsutum*, *I. pictum*, *!Plectranthus glaucocalyx*, *Ranunculus repens*, *!Sinningia tubiflora*, *Stellaria media*, *!Syringa vulgaris*.

b) Es reagierten nicht: *Babbiana villosa*, *Baptisia australis*, *Ceratophyllum demersum*, *Circaea lutetiana*, *Epilobium hirsutum*, *Eucadonia tumida*, *Eucalyptus globulus*, *Euphorbia helioscopia*, *Isoloma giganteum*, *Lamium longiflorum*, *Ludovica Mülertii*, *L. palustris*, *Mirabilis Jalapa*, *Portulaca oleracea*, *Russelia juncea*, *Salvia officinalis*, *Sonerila margaritacea*, *Tetragonolobus purpureus*, *Tradescantia fluminensis*, *Tr. lanceolata*, *Treviranía purpurea*, *Urtica dioica*.

3. Infloreszenzachsen.

a) Es reagierten: *Armeria vulgaris*, *Chelidonium maius*, *Dahlia pinnata*, *Impatiens parviflora*, ***Oxalis lasiandra, O. floribunda, O. tetraphylla, !O. valdiviensis, O. versicolor,*** *Pelargonium zonale*, *Rudbeckia laciniata!*, *Silphium Hornemanni*, *Tetranema mexicana*.

b) Es reagierten nicht: *Acacia armata*, *Barbarea vulgaris*, ***Biophytum sensitivum,*** *Calendula officinalis*, *Cyperus fertilis*, *Commelina coelestis*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Foeniculum vulgare*, *Gypsophila perfoliata*, *Hieracium speciosum*, *Mercurialis annua*, *Ononis rotundifolia*, ***Oxalis macrostylis, O. stricta,*** *Pinellia tuberifera*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sida Napaea*, *Sinapis arvensis*, *Sonchus palustris*, *Tagetes patula*, *Trinia glauca*.

4. Blütenstiele.

a) Es reagierten: *Abutilon striatum*, *!Isoloma giganteum*, *!Oenothera biennis*, ***Oxalis stricta,*** *!Pelargonium zonale*, *Primula sinensis*, *Viola tricolor*.

b) Es reagierten nicht: *Agapanthus umbellatus*, *Alstroemeria aurantiaca*, *Begonia nelumbifolia*, *Bryophyllum crenatum*, *Choirya ternata*, *Circaea lutetiana*, *Convolvulus tricolor*, *Echeveria globosa*, *Epilobium Dodonaei*, *E. roseum*, *Eschscholtzia*

californica, Euphorbia splendens, Fuchsia alpestris, Gesnera cardinalis, Geum album, Hydrocleis nymphaeoides, ***Oxalis carnosa,*** *Malva Alcea, Melandrium album, Mimulus cardinalis, Papaver somniferum, Potentilla reptans, Primula elatior, Rheo crassula, Sida Napaea, Solanum Lycopersicum, Stellaria media, Tradescantia fluminensis.*

Zu Kap. XIV. Schlingpflanzen.

1. Laubsprosse.

a) Es reagierten: *Adhadota cydoniaefolia, !Apios tuberosa, !Asparagus Cooperi, Convolvulus pubescens, Dioscorea villosa, Hoya carnosa, !Humulus Lupulus, Lonicera sempervirens, !Lyonsia straminea, !Menispermum canadense, !Phaseolus multiflorus, Solanum dulcamara.*

b) Es reagierten nicht: *Alkebia quinata, Allamanda Hendersonii, Aristolochia elegans, Asparagus crispus, A. plumosus, Callyptrion excelsum, Celastrus scandens, Ceropegia africana, Ipomoea purpurea, Periploca graeca, Tecoma jasminoides, Wistoria polystachya.*

2. Blattstiele.

a) Es reagierten: *Akebia quinata, Aristolochia elegans, Dioscorea villosa, !Humulus Lupulus, Ipomoea purpurea, Menispermum canadense, Phaseolus multiflorus, !Solanum dulcamera, Wistoria polystachya.*

b) Es reagierten nicht: *Apios tuberosa, Celastrus scandens, Convolvulus pubescens, Micania scandens.*

Literatur-Verzeichnis.

1. Ambronn: Zur Mechanik des Windens. Ber. über d. Verh. d. k. sächs. Ges. d. Wiss., 36, 1884.
2. Baranetzki: Die kreisförmigen Nutationen und das Winden der Pflanzen. Mém. d. l'Acad. d. St. Pétersb., 31, 1883.
2a. — —: Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste, der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, 89, 1901.
3. Blaauw: Licht und Wachstum. II. Zeitschr. f. Bot. VII. 1915.
4. Bordet: Contribution à l'étude de l'irritabilité des spermatozoides chez les Fucacées. Bull. d. l'acad. roy. de Belg., 3. sér., Bd. 27, 1894.
5. Boudier: Sur une nouvelle observation de présence de vrilles ou filaments cirroides préhenseurs chez les champignons. Bull. de la soc. bot. de France, 41, 1894.

6. Brown und Sharp: The closing response in *Dionaea.* Bot. Gaz., 49, 1910.
7. Büsgen: Über einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze. Bot. Ztg., 51, 1893.
8. Burgerstein, A.: Über das Empfindungsvermögen der Wurzelspitze mit Rücksicht auf die Untersuchungen von Darwin. (Nach Ref. im Bot. Zentralbl., XIII, 1883.)
9. Czapek: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der epiphytischen Orchideen Indiens. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, 118, 1909.
10. Darwin: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. von Carus. Stuttgart 1881.
11. — —: Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Übers. von Carus. Stuttgart 1876.
12. Detlefsen: Über die von Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitze. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg, 2, 1882.
13. Dietz: Beiträge zur Kenntnis der Substratrichtung. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, 2, 1886/7.
14. Errera: Die große Wachstumsperiode bei den Fruchtträgern von Phycomyces. Bot. Ztg., 42, 1884.
15. Ewart: On contact irritability. Ann. d. jard. bot. d. Buit., 15, 1898.
16. Figdor: Über die thigmotropische Empfindlichkeit der *Asparagus*-Sprosse. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, mathem.-nat. Kl., 124, 1895.
17. Fitting: Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot., 38, 1902.
18. — —: Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Ergebn. d. Physiol., 4 u. 5, 1905 u. 1906.
19. v. Guttenberg: Über akropetale heliotropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot., 52, 1913.
20. Haberlandt: Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901.
21. Hansgirg: Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. Prag 1893.
22. — —: Über die Verbreitung der reizbaren Staubfäden und Narben usw. Bot. Zentralbl., 43, 1890.
23. Hofmeister: Über die Bewegungen saftreicher Pflanzenteile nach Erschütterung. Jahrb. f. wiss. Bot, 2, 1860.
24. — —: Über die Bewegungen der Fäden der *Spirogyra princeps.* Jahrb. d. Ver. f. vat. Naturk. in Württemberg, 30, 1874.
25. Jost: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. Jena 1913.
26. Juel: Untersuchungen über Rheotropismus der Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., 34, 1900.
27. Kerner von Marilaun: Pflanzenleben. Leipzig 1888/91.
28. Kny: Über den Einfluß äußerer Kräfte auf die Anlegung von Sprossungen thallöser Gebilde und deren Längenwachstum. Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenb., 23, 1881.
29. Kohl: Beitrag zur Kenntnis des Windens der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 15, 1884.
30. Leclerc du Sablon: Recherches sur l'enroulement des vrilles. Ann. de sc. nat., 7. sér., 5, 1887. Botan.
31. Ludwig: Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895.
32. Massart: Sur l'irritabilité des spermatozoides de la grenouille. Bull. de l'acad. roy. de Belg., 3. sér., 15, 1888.
33. Miehe: Beiträge zum Windeproblem. Jahrb. f. wiss. Bot., 56, 1915.

34. Mioshi: Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. Flora, 78, 1894.
35. v. Mohl: Über den Bau und das Winden der Ranken- und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.
36. Nemĕc: Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 36, 1901.
37. Newcombe: The rheotropism of roots. Bot. Gaz., 33, 1902.
38. — —: Thigmotropism of terrestrial roots. Beih. z. bot. Zentral., 17, 1904.
39. Nordhausen: Zur Anatomie und Physiologie einiger rankentragender Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot., 34, 1900.
40. Palm: Über das Winden der Pflanzen. Tübingen 1827.
41. Peirce: A contribution to the physiologie of the genus *Cuscuta*. Ann. of Bot., 8, 1894.
42. Pfeffer: Zur Kenntnis der Kontaktreize. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, 1, 1881/5.
43. — —: Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 2. Leipzig 1904.
44. Pütter: Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., 1900.
45. Richter: Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 21, 1903.
46. Rothert: Über Heliotropismus. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 7, 1894.
47. Sachs, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg, 1, 1874.
48. Schenck: Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Bot. Mitt. a. d. Tropen, H. 4, 1892.
49. Schwendener: Über das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1881.
50. Stark: Untersuchungen über Kontaktreizbarkeit. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 33, 1915.
51. Steyer: Reizkrümmungen bei *Phycomyces nitens*. Diss., Pegau 1901.
52. Thunberg: Physiologie der Druck-, Temperatur- und Wärmeempfindungen. Nagel, Phys. d. Menschen, Bd. III.
53. Tomaschek: Zu Darwins Bewegungsvermögen der Pflanzen. Ref. in Bot. Zentralbl., 13, 1883.
54. Trzebinski: Über den Einfluß verschiedener Reize auf das Wachstum von *Phycomyces nitens*. Bull. intern. de l'acad. de sc. d. Cracov., math.-naturw. Kl., 1902.
55. Verworn: Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.
56. de Vries: Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg, 1, 1874.
57. Went: Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. d. jard. bot. d. Buit., 12, 1894.
58. Wiesner: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.
59. Wilschke: Über die Verteilung der phototropischen Sensibilität in Gramineenkeimlingen und deren Empfindlichkeit für Kontaktreize. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 122, 1913.
60. van der Wolk: Investigation of the transmission of light stimuli in the seedlings of *Avena*. Kon. Akad. van Wetensch. te Amst., 1911.
61. Wortmann: Theorie des Windens. Bot. Ztg., 44, 1886.
62. — —: Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Bot. Ztg., 45, 1887.

Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band LVII.

Die Krümmungsbewegungen des Hypokotyls von Viscum album, ihre zeitliche Folge, insbesonders der Nachweis seiner negativ geotropischen Reaktion. Beziehungen zwischen Lichtgenuß und Keimung, sowie Erhaltung des Keimvermögens der Mistelsamen.

Von

E. Heinricher.

Mit Tafel I—III und 4 Textfiguren.

Die Mistel wurde bis in die jüngste Zeit als Beispiel einer Pflanze angeführt, die gar nicht geotropisch sei. Belege hiefür bieten die verschiedensten Werke und Lehrbücher. Es sei als Beispiel nur auf Josts „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“[1]) hingewiesen, ein Buch, dem man kritische Behandlung des Stoffes im allgemeinen kaum absprechen wird. Daß oben genannte Auffassung jedoch irrig ist, habe ich vor kurzem nachgewiesen[2]). Jeder junge Trieb eines Mistelbusches zeigt im Frühjahr eine Periode geotropischer Empfindlichkeit und einer infolge dieser auftretenden negativ geotropischen Reaktion. Das Übersehen dieser Tatsache erklärt sich daraus, daß die Stellung der Mistelbüsche an den Wirtsbäumen zumeist für solche Beobachtungen wenig günstig ist, aber auch daraus, daß die geotropische Reaktion keine dauernde ist und bald von Nutationskrümmungen abgelöst wird.

In gleicher Weise hat man seit Duhamel[3]) auch dem Hypokotyl der Mistel jede geotropische Empfindlichkeit abgesprochen.

---

1) 3. Auflage, 1913, S. 576.

2) E. Heinricher: Bei der Kultur von Misteln beobachtete Korrelationserscheinungen und die das Wachstum der Mistel begleitenden Krümmungsbewegungen. (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. CXXII, Abt. I, 1913, 22 S., 3 Taf.)

3) Zitiert nach Keeble.

F. W. Keeble[1]) sagt in seiner Arbeit „Observations on the Loranthaceae of Ceylon" im 4. Kapitel, in dem Krümmung und Wachstum des Hypokotyls verschiedener Spezies von *Loranthus* behandelt wird: „Duhamel (Physiologie des Arbres, 1758, vol. II, p. 137) also long ago proved that „gravity" has no directive influence on the hypocotyl of *V. album*". Das gleiche behauptet Keeble unmittelbar darauf auch für die Hypokotyle zweier Ceyloneser *Loranthus*-Arten: „I may say at once that, although it was almost superfluous, the absence of geotropism and the existence of negative heliotropism were confirmed by me in the hypocotyls of two spec. of *Loranthus*, — *L. loniceroides* and *L. neelgherrensis*. In the cases of *L. cuneatus*, *L. longiflorus*, *L. capitellatus* and *Notothixos floccosus* also, observations made on the direction of curvature during germination experiments showed that geotropism plays no part, and negative heliotropism a very great part, in effecting the curvature of the growing hypocotyl".

Auch G. J. Peirce sagt in seiner Arbeit „The Dissemination and Germination of *Arceuthobium occidentale* Eng."[2]), S. 105: „In this respect they are (die Hypokotyle von *Arceuthobium*) like *Viscum*, the roots of which are not geotropic".

Erst Wiesner[3]) kam durch Beobachtungen an den Hypokotylen tropischer *Viscum*-Arten zur Überzeugung, daß diese auch geotropische Reaktionen ausführen, und weiter schließend, daß auch bei den Keimlingen unserer Mistel solche nicht fehlen. Über erstere berichtet er folgendermaßen: „Nach den zahlreichen Beobachtungen zu schließen, welche ich über die im Dunkeln oder im schwachen Lichte erfolgende Aufrichtung der Hypokotyle von *Viscum articulatum* und *V. orientale* anstellte, kann es wohl kaum einem Zweifel unterliegen, daß die sogenannten Würzelchen dieser Keimlinge negativ geotropisch sind"[4]). Und weiter: „Die Tendenz der Keimlingswürzelchen dieser beiden tropischen *Viscum*-Arten im Finstern

---

1) Transactions of the Linnean Society of London, 2nd Ser., Botany, Vol. V, London 1896, p. 91—117, 2 Pl.

2) Annals of Botany, Vol. XIX, 1905.

3) Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg. IV. Vergleichende physiologische Studien über die Keimung europäischer und tropischer Arten von *Viscum* und *Loranthus*. (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. CIII, Abt. I, 1894, S. 1—37.)

4) Experimentelle Versuche, welche Wiesner mit diesen *Viscum*-Arten plante, scheiterten, da die aus Java nach Wien mitgenommenen Samen verdarben.

oder in einem Lichte, welches unzureichend ist, um negativen Heliotropismus hervorzurufen, sich negativ geotropisch aufzurichten, steht wohl nicht mehr in Frage“ und: „Die Emporkrümmung der Würzelchen, welche die Befestigung der an der Unterseite der Äste situierten Keimlinge ermöglicht, erfolgt hier zweifellos durch negativen Geotropismus.“

Betreffend *Viscum album* äußert sich Wiesner, a. a. O., S. 31 folgendermaßen: „Mit jener Schärfe, mit welcher der negative Geotropismus des Würzelchens der tropischen *Viscum*-Arten hervortritt, stellt sich diese Wachstumsbewegung bei den Samen von *V. album* nicht ein. Man bemerkt allerdings nicht selten, besonders an älteren Keimlingen unserer Mistel, wenn die Würzelchen sich nach allen Richtungen frei bewegen können (z. B. wenn die Samen auf Nadeln aufgestellt keimen), die Tendenz zur Emporkrümmung, selbst wenn das stärkste Licht in der Richtung der Horizontalen oder von oben einfällt. Durch direkte Beobachtung der natürlichen Wachstumsrichtungen des Würzelchens läßt sich indes in dieser Frage keine Klarheit gewinnen, vielmehr muß zu diesem Behufe zur experimentellen Prüfung der Wachstumsrichtung geschritten werden.“ Eine solche hat Wiesner tatsächlich durchgeführt. Seinen diesbezüglichen Klinostatenversuch will ich später besprechen. Das Ergebnis erscheint nicht allzu schlagend gewesen sein. „Es krümmen sich aber nicht alle, sondern nur viele Würzelchen empor, zum Zeichen, daß dem negativen Geotropismus selbst in diesem Entwicklungsstadium noch spontane Nutationen entgegenwirken.“

v. Tubeuf[1]) erwähnt eines Samens von *Viscum cruciatum*, der auf der Schattenseite eines Pappdeckels gekeimt war, dessen beide Keime sich weiter gestreckt haben „und zwar durchaus negativ geotrop“.

In meiner vorangehend zitierten Arbeit habe ich in Fig. 4, Taf. II einen Mistelsamen zur Abbildung gebracht, der auf horizontal liegender Glasplatte zwei Embryonen entwickelte; der eine hatte das Hypokotyl nahezu vertikal aufgerichtet, der andere es der Glasplatte angeschmiegt und mit der Haftscheibe an jener befestigt. Bei dem Hypokotyl des ersteren war an eine negativ geotrope, zum Ausdruck gelangte Reaktion zu denken. Von 19 auf

---

1) „*Viscum cruciatum* Sieb., die rotbeerige Mistel“. (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, Bd. VI, 1908, S. 503.)

der Platte befindlichen Samen war noch bei 13 an den ausgewachsenen Hypokotylen eine mehr oder minder starke Aufrichtung feststellbar. Ich erörtere die Sache a. a. O., S. 14—18 und kann mich nur dahin entscheiden, daß das Vorkommen von Nutationen an Hypokotylen, die mit der Haftscheibe nicht zur Befestigung gelangt sind, sicher erwiesen scheine, nicht aber noch die Mitwirkung von negativem Geotropismus.

Es ist dabei zu bemerken, daß die genannten Beobachtungen gelegentlich von Versuchen gemacht wurden, die ich zu exakterer Analyse der Keimungsbedingungen von *Viscum album* durchführte und schon mehrere Jahre hindurch fortsetzte. Ein genauerer Verfolg der Wachstumsvorgänge am Hypokotyl der Keimlinge lag damals nicht im Bereiche der gesetzten Ziele. Auch war die betreffende Kultur unzweckmäßigerweise schon am 21. Dez. 1912 angelegt, die Keimung begann aber, da das Versuchsgewächshaus (N-Haus) in jenem Winter nicht geheizt war, erst am 24. März. Nach Ablauf derselben hatte die Kultur zunächst für mich kein weiteres Interesse, sie blieb aber stehen und am 25. Juni wurde gelegentlich die Aufrichtung der Hypokotyle der Keimlinge beobachtet. Infolge des Alters war aber auch schon eine reichliche Verpilzung der Kultur eingetreten und so konnten die gemachten Beobachtungen nur etwa als Anregung betrachtet werden, die Frage nach dem negativen Geotropismus des Mistelhypokotyls gelegentlich exakter in Angriff zu nehmen.

Eine weitere solche Anregung erwuchs aus den Versuchen, die, wieder zum Zweck der Analyse der Keimungsbedingungen, im gleichen Gewächshaus im Jahre 1914 durchgeführt wurden. In diesem Jahre wurden die Aussaaten der Mistelsamen auf die Platten erst nach dem 20. Februar ausgelegt; überwiegend wurden die Versuche im S-Haus durchgeführt, einige auch im N-Haus. Speziell war hier eine Platte als „Vergleichsplatte“ bezeichnet, insofern sie sich (resp. die auf ihr ausgelegten Samen) unter möglichst günstigen und normalen Bedingungen befanden[1]). Die Platte, belegt mit

1) Temperaturmaximum und -minimum sowie die relative Feuchtigkeit wurden täglich abgelesen und gebucht. Geheizt wurde das Haus untertags bis 1. IV. Es genügt, wenn ich anführe, daß während der Versuchszeit das Temperaturminimum nie unter 7 ° C sank, das Maximum nur einmal (30. IV.) 28° erreichte. Im Mittel bewegte sich die Temperatur zwischen 17—20° C. Die relative Feuchtigkeit sank nur während zweier Föhntage vorübergehend auf 50 %, zumeist betrug sie untertags im Mittel 70—80, nachts auch 90—100 %.

20 Samen, lag auf einem weißen Porzellanteller, Licht war als Ober- und Vorder (N-) -Licht geboten. Die Keimung setzte am 16. III. ein und waren bis 23. III. 17 Samen, am 25. IV. alle gekeimt. Im ganzen ergaben die 20 Samen 35 Keimlinge. Auf dieser Platte nun boten die Keimlinge am 20. V. ein Aussehen, das wohl mit größter Berechtigung auf geotrope Empfindlichkeit und negative Reaktionsfähigkeit des Mistelhypokotyls schließen ließ. Von den 35 Keimlingen zeigten 26 eine ausgesprochene Aufrichtung des Hypokotyls, von der Platte weg, dem Oberlichte entgegen. Eine Aufnahme, die am 20. V. gemacht wurde (schief von oben) und die in Fig. 1, Taf. I vorliegt, wird dies am besten erweisen. Zur Ergänzung wurde dann am 22. V. noch eine Profilaufnahme gewonnen, die Fig. 2, Taf. I bringt.

Noch an einer anderen mit 20 Mistelsamen belegten Glasplatte schien an den Hypokotylen der Keimlinge der negative Geotropismus zum Ausdruck zu kommen. Auch hier handelte es sich um ursprünglich ganz anders gesteckte Ziele. Die Platte lag vom 23. II. bis 21. III. über einer Wassermuschel auf einem Holzsteg horizontal, dem Ober- und S-Lichte, zeitweise heller Sonne, ausgesetzt. Am 16. III. war der erste Beginn von Keimung bemerkbar, am 21. III. war bei 2 Keimlingen diese bereits vorgeschritten, 7 zeigten Keimungsbeginn. Der ursprünglich geplante Versuch gelang nicht und auch diese Kultur wurde nun ins N-Haus übertragen und an der Westwand nahezu vertikal aufgestellt, wo sie Ober- und N-Licht hatte. Am 25. V. 14 ließ ich die Platte photographieren und liegt die Aufnahme in Fig. 3, Taf. I vor. Die Samen waren auf ihr nicht einheitlich orientiert, da, wie gesagt, ursprünglich andere Ziele verfolgt wurden. Immerhin läßt die Richtung der Hypokotyle vielfach eine Mitwirkung von Geotropismus neben Phototropismus vermuten. Es ist auffallend, daß so viele Hypokotyle mehr oder minder nach aufwärts, gegen das Oberlicht gewachsen sind. Ein genauerer Verfolg der Erscheinungen war aber auch hier nicht geübt worden. Diese Beobachtungen gaben Anlaß, im Frühjahr 1914 durch eigens ad hoc angelegte Versuche den Nachweis des negativen Geotropismus des Mistelhypokotyls exakt zu führen und den zeitlichen Verlauf des Wachstums am Mistelhypokotyl zu verfolgen. Alle Anzeichen sprechen dafür, daß die Hypokotyle zuerst eine Periode starker negativ phototropischer Empfindlichkeit haben, die, später abklingend, negativ geotropischer Reizbarkeit weicht und an die wieder einfache Nutationen anschließen, wenn

nicht durch die vorausgehenden Reaktionen eine Befestigung des Hypokotyls mittels der Haftscheibe am Substrate erreicht worden war.

Die Versuche im Frühjahr 1915.

Nach der Art ihrer Ausführung können dieselben als zwei Reihen bildend betrachtet werden.

In der ersten Reihe unterblieb jede Anwendung eines Apparates, es waren einfache, entweder bei horizontaler oder annähernd vertikaler Lage des Substrates, zumeist auf Glasplatten vorgenommene Aussaaten von je 20 Samen, die dann im N-Versuchsgewächshaus unter günstigsten[1]) Keimungsbedingungen und fortgesetzter Kontrolle der Keimungsvorgänge verliefen. Es handelte sich zum Teil um Wiederholung jener früheren Aussaaten, die, im Laufe der Keimung nicht näher verfolgt, durch das Endergebnis eben Anregung zu genauerer Erforschung der Verhältnisse geboten hatten. Durch Variationen und entsprechende Parallelkulturen waren naheliegende Fragen zu entscheiden und durch eine gleichartige Auslage der Samen auf jeder einzelnen verwendeten Platte war angestrebt, die Übersichtlichkeit der Ergebnisse zu erhöhen. Es sei gleich hier bemerkt, daß die Ausfälle dieser primitiveren Versuchsreihe erfolgreicher waren als die der zweiten.

Die zweite Versuchsreihe umfaßte Klinostatenversuche. Obwohl gerade sie eine exakte Beweisführung anstrebten, scheiterten sie an einer nicht zu erwarten gewesenen außerordentlichen Empfindlichkeit der Mistelsamen für eingeengten Lichtbezug. Allerdings haben die gleiche wichtige Erkenntnis auch die Versuche der ersten Versuchsreihe schon erbracht. Diese Klinostatenversuche werden daher eine nur kurze Besprechung erfahren. Nur eine der Versuchsanordnungen ergab ein teilweises Ergebnis und läßt, auf Grund der gewonnenen Erfahrung, bei Wiederholung ein gutes voraussehen.

Versuche der I. Reihe.

Alle Versuche wurden am 26. II. mit Beeren der Apfelmistel, die am Vortage im botanischen Garten gepflückt wurden, ange-

1) Bezüglich Temperatur und Feuchtigkeit gilt wesentlich das Gleiche, wie es die Fußnote S. 324 anführt. Das Temperaturminimum erreichte einmal (10. III.) 3° C, das Maximum 28° (8. V.). Das Minimum an relativer Feuchtigkeit betrug 58 %; die relative Feuchtigkeit war im ganzen etwas höher als im Jahre 1914, sie betrug untertags im Mittel 80 %, nachts, vorübergehend auch untertags, bis 100 %.

setzt und für jeden Versuch 20 Beeren verwendet. Alle Versuche wurden im N-Haus in diffusem Lichte durchgeführt[1]).

I. Der erste Versuch wurde unter den gleichen Bedingungen ausgeführt, unter denen die Keimungen im Frühjahr 1914 verlaufen waren und deren Ergebnis in den Fig. 1 u. 2, Taf. I vorliegt. Nur war außer einer gewöhnlichen (photographischen) Glasplatte[2]), die auf einem weißen Porzellanteller auflag (I b), zu einem Parallelversuch eine einseitig geätzte, rauhe Platte gleicher Größe verwendet, die auf der glatten Seite schwarz gestrichen war (I a). Auf beiden Platten wurden ferner die Samen gleichsinnig orientiert und zwar so, daß die Austrittsstelle der Hypokotyle vom N- (Vorder-) Lichte abgekehrt war. Die Platten waren dem Ober- und Vorderlichte ausgesetzt.

Die Frage war also die, ob sich ein Unterschied im Verhalten der Keimlinge geltend machen würde, je nachdem ob die Unterlage der Platte hell (weißer Porzellanteller) oder dunkel gewählt wird. Leider unterblieb die Aufstellung einer dritten Platte, die hellen Untergrund, aber rauhe Oberfläche, wie die dunkle Platte gehabt hätte, denn auch diese Unterschiede lagen zwischen den beiden verwendeten Platten vor.

Die Keimungen setzten am 10. III. auf beiden Platten gleichzeitig ein und verliefen mit einer merkbaren, wenn auch nicht sehr beträchtlichen Beschleunigung auf der Platte mit heller Unterlage (I b). So waren am 12. III. auf dieser 4 Keime, auf I a 2 im Hervorbrechen, am 18. III. auf I b 14, auf I a 11 Keimungen deutlich erkennbar. Am 22. III. glichen sich die Zahlen wesentlich aus, auf I b 19, auf I a 18 gekeimte Samen. (Auf jeder Platte erfolgte verspätet noch eine Nachkeimung schwacher Samen, auf I a am 28. IV., auf I b am 1. V.) Am 22. III. war auf beiden Platten bei den stärkeren Keimlingen auch schon die negativ phototrope Reaktion, besonders auf das Oberlicht, erkennbar.

Weiterhin war aber das Verhalten der Keimlinge auf den beiden Platten wesentlich verschieden. Während auf der Platte I a schon am 19. IV. alle Hypokotyle mit der Haftscheibe an der Platte hafteten und keine Aufkrümmungen derselben

---

1) Wo von gewöhnlichen Glasplatten die Rede ist, sind immer gereinigte, photographische Platten im Format 9 × 12 zur Verwendung gelangt.

2) In den Monaten während der Versuchsdauer kam im N-Haus kein Sonnenlicht zu den Kulturen.

erfolgten, waren auf der Platte Ib bei den älteren Keimlingen solche schon zu beobachten. Hingegen fehlten bei Ib Fixierungen mit der Haftscheibe, die Hypokotyle schoben sich an der Glasplatte hin, anscheinend auch durch das Vorderlicht geleitet. Fig. 3*a*, Taf. II gibt das Verhalten eines Samens mit zwei Embryonen, nach einer am 20. IV. gemachten Zeichnung, wieder.

Besser traten die Gegensätze zwischen den beiden Platten am 30. IV. hervor. Auf Ib zeigten die Hypokotyle der Embryonen vorwiegend eine Aufrichtung, sagen wir kurz: eine negativ geotropische Reaktion; auf Ia blieb sie völlig aus[1]). Daß nicht alle Hypokotyle von Ib die geotropische Aufrichtung zeigten, hat zum Teil gewiß seinen Grund in einer mechanischen Hemmung, die auf der Zähigkeit des Viscinschleimes beruht. Die Hypokotyle sind durch den + eingedickten Schleim oft sehr fest mit dem Substrate (Platte) verbunden. Fig. 3*a*, Taf. II zeigt dies für den zweiten Embryo des Samens, ohne Aufrichtung des Hypokotyls. Der gleiche Same ist nach Zeichnung am 13. V. nochmals in 3*b* wiedergegeben. Wir sehen, daß die Krümmung des einen Hypokotyls sich akropetal, gegen das plumulare Ende verschoben hat und daß eine leichte Aufkrümmung des verdickten Teiles auch bei dem zweiten, der Platte adhärierenden Hypokotyl zustande kam.

Das Endergebnis war also auf Platte Ib wesentlich das gleiche, wie es im Frühjahr 1914 unter gleichen Bedingungen auf jener vorgefunden wurde, von der die Bilder Fig. 1 u. 2, Taf. I gewonnen wurden. 19 Samen hatten 31 Embryonen entwickelt, die Hypokotyle von 22 zeigten die negativ geotropische Aufrichtung.

Den Kontrast im Verhalten der Keimlinge auf Ia und Ib mögen aber die Fig. 1 u. 2, Taf. II, die am 27. V. 15 angefertigt wurden und die je ein Paar Samen mit typischem Verhalten der Embryonen vorführen, erläutern. Bemerkt sei, daß beide Kulturen bis zur Auflassung (27. V.) pilzfrei geblieben waren.

1) Genau genommen, ist dies nicht richtig. Der fixierte radikulare Pol des Hypokotyls konnte sich nicht aufrichten, aber am plumularen Pol ist die geotropische Reaktion erkennbar, wie auch aus Fig. 1, Taf. II ersehen werden kann. Sie äußert sich wohl in der mehr oder minder weit reichenden Abhebung des Samens vom Substrat, wie dies an dem mit Nr. *20* bezeichneten Samen mit seinem Keimling hervortritt. Denn ausgelegt wurden ja die Samen den Platten flach aufliegend. Es ist nicht anzunehmen, daß dies allein durch das Wachsen des Hypokotyls erfolgt; für eine Mitbeteiligung des Geotropismus sprechen besonders die Verhältnisse, die im Versuche III a zutage traten, auf den sowie auf Textfig. 2 hier hingewiesen sei.

Daß nun der Kontrast im Verhalten der Embryonen auf Platte I a und I b in den Verschiedenheiten der Platten beruht, ist klar. Die Verschiedenheit der Platten ist aber eine doppelte, a mit rauher Oberfläche, b mit glatter, a eine geschwärzte, b eine helle Unterlage darbietend. Welche dieser Verschiedenheiten ist nun die maßgebende? Es wird kaum fehlgeschlossen sein, wenn in erster Linie die Rauhigkeit der Platte a als ausschlaggebend angesehen wird, obschon die dunkle Unterlage für das Resultat verstärkend mitwirken mochte. Die Hypokotyle sind in der ersten, etwa 3—4wöchentlichen Periode des Auswachsens stark negativ phototropisch gestimmt. Auf der Platte I a gelangten sie so ausnahmslos in Kontakt mit der rauhen Plattenoberfläche, vermochten sich dort zu befestigen und alle weiteren Krümmungsbewegungen waren nunmehr behindert[1]). Auf der glatten Platte I b erfolgten ebenfalls zunächst die negativ phototropen Reaktionen, aber an der glatten Platte gelingt eine Fixierung mit der Haftscheibe nur ausnahmsweise; vorwiegend dann, wenn letztere senkrecht auf die Glasplatte stößt (das war bei einem Samen mit drei Embryonen von Platte I b zwei Hypokotylen gelungen). Wenn die Fixierung nicht gelingt, wachsen sie unter Einwirkung des Vorderlichtes[2]) von diesem weg auf der Platte hin, und da nach 3—4 Wochen die negativ phototrope Empfindlichkeit ausklingt, tritt infolge jetzt vorhandener geotropischer Reizbarkeit negativ geotropische Aufkrümmung der Hypokotyle ein. Die Periode, in der diese Reizbarkeit herrscht, ist kürzer, etwa 2 Wochen dauernd. Ist die Haftscheibe während derselben nicht zu einer Fixierung gelangt, so folgen nun noch Nutationskrümmungen. Der in Fig. 3, Taf. II in *b* wiedergegebene Keimling mit aufgerichtetem Hypokotyl war nicht mehr genau lotrecht nach aufwärts gerichtet (wie früher in Fig. 3 *a*), sondern schon am 6. V. etwas nordwestwärts gewendet und am 11. V. hatte sich diese Nutationskrümmung verstärkt.

II. Dieser Versuch, mit zwei Platten II a und II b angesetzt, war in allen Punkten dem unter I gleich, nur sollte die Wirkung des Vorderlichtes ausgeschaltet werden. Zu diesem Zwecke wurden

---

1) Daß dies nur mit einer gewissen Beschränkung gilt, darüber vergleiche die Fußnote auf S. 328.

2) Auch dieses kommt zum Teil als Oberlicht zur Geltung.

über die Porzellanteller, auf denen die Platten (II a, die unten schwarz gestrichene, mit rauher Oberfläche; II b, die gewöhnliche, beiderseits glatte Platte, mit dem weißen Untergrund des Porzellantellers) auflagen, Pappzylinder gestülpt, mit 26 cm lichtem Durchmesser und ursprünglich 64 cm Höhe. Zunächst waren diese Zylinder innen mit schwarzem Papier ausgekleidet. So war diesen Platten und den ihnen aufliegenden Samen nur Oberlicht zugänglich.

Da nun bis 20. III. auf Platte II a keine Keimung, auf II b nur bei zwei Samen Keimbeginn (hier schon am 9. III.)[1]) festgestellt war, während im Versuch I zu gleicher Zeit die Keimung aller Samen schon abgelaufen war, wurde erkannt, daß der Lichtgenuß durch die hohen Zylinderröhren zu sehr eingeengt wird und dies offenbar die Keimung verhindert. Deshalb wurden am 20. III. abends die beiden Zylinder auf die halbe Höhe (32 cm) reduziert. Da auch daraufhin bis 2. IV. weder auf II a noch auf II b Keimungen eintraten, wurden am Abend des genannten Tages beide Zylinder innen mit weißem Papier belegt. Das führte zu einem Erfolg bei der Platte II b, auf der bis 3. V. 16 Samen keimten[2]). Für die Platte II a, mit geschwärztem Untergrund, erbrachte auch diese Änderung keinen Erfolg. Schon am 10. V. sahen die Samen auf ihr mißfarbig aus; da sie offenbar ihr Keimvermögen eingebüßt hatten, wurde die Kultur am 22. V. skartiert. Sie war bis zu Ende des Versuches pilzfrei geblieben.

Schon lange vorausliegende Erfahrungen wiesen auf eine große Empfindlichkeit der Mistelsamen gegen Lichtentzug hin[3]) und zur

1) Ein Fortschritt dieser Anzeichen von Keimung war am 20. III. aber nicht feststellbar.

2) Die Zahl der keimenden Samen erhöhte sich vom 5. IV. an sehr allmählich.

3) In meiner Abhandlung „Experimentelle Beiträge zur Frage nach den Rassen und der Rassenbildung der Mistel" (Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenkunde usw., II. Abt., Bd. 31, 1911, S. 279) sagte ich: „Aber nicht nur die Keimung der Samen von *Viscum album* ist vom Lichte abhängig, sondern auch die Keimfähigkeit der Samen geht in der Dunkelheit verloren, wie später gezeigt wurde." Dieser Ausspruch war auf Grund der Beobachtung getan, daß auf vier eingetopften Versuchsbäumchen, die, anfangs Februar mit 40 Mistelsamen belegt, vorerst in einem wenig Licht erhaltenden Vorraum des Gewächshauses standen und dann erst (etwa nach 2 Monaten) ins Freiland kamen, nur ein Same einen Keimling ergab. Die in der Fußnote 4 daselbst wieder geltend gemachten Zweifel, ob das geminderte Licht am negativen Keimerfolg Schuld trage, sind seither durch neue Versuche als unberechtigt erwiesen. An gleicher Stelle ist übrigens auf ähnliche Angaben v. Tubeufs verwiesen. T. hatte schon gesagt: „Die aus Licht-

Bestätigung meiner diesbezüglich, mehr vermutungsweise ausgesprochenen Ansichten habe ich in den Vorjahren eigene, bisher nicht veröffentlichte Versuche durchgeführt. Allein an eine so weit reichende Empfindlichkeit, wie sie dieser Versuch und die später zu besprechenden Klinostatenversuche in klarster Weise zum Ausdruck brachten, habe ich nicht annähernd gedacht. Denn die Lichtmenge, welche vom Oberlicht des Gewächshauses durch die gekürzten Zylinder auf die Mistelsamen fiel, war immerhin eine sehr beträchtliche; stülpte man sich selbst einen solchen Zylinder über den Kopf, so hatte man noch das Empfinden großer Helle. Es wird von Interesse sein zu verfolgen, ob noch irgendwelche Samen, die bisher als Lichtkeimer nachgewiesen wurden, durch solche geringe Reduktion des Lichtes (diese tritt insbesondere in dem Parallelversuche hervor, da die Samen auf der dunklen Platte nicht zu keimen vermochten; jene auf der hellen aber doch, obwohl beide Kulturen durch die übergestülpten Zylinder sonst gleichem Lichtentzug ausgesetzt waren) in ähnlich starker Weise in der Keimung beeinflußt werden, wie die Mistelsamen[1]), die andererseits

---

mangel nicht gekeimten Samen (hier sind diejenigen von *Viscum cruciatum* gemeint. H.) zeigen ähnlich jenen von *V. album* eine dauernde Schädigung, so daß sie später nicht mehr keimen.“ Er führt in der gleichen Abhandlung: „*Viscum cruciatum* Sieb., die rotbeerige Mistel“ (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, 1908, S. 502) einen Versuch an, in dem an die beiden Seiten eines Pappdeckels Samen von *Viscum album* ausgelegt wurden und der Pappdeckel dann ans Fenster gehängt wurde. Es keimten, wie T. sagt, weder an der Licht- noch an der Schattenseite die Samen von *V. album*, wofür die dauernde Trockenheit des Zimmers als Ursache angesehen wird. Doch fügt er hinzu: „Aus anderen Versuchen ergab sich, daß *V. album* aber auch bei so geringer Lichtmenge, wie sie auf der Schattenseite des Pappdeckels herrschte, nicht gekeimt wäre, also zur Keimung lichtbedürftiger ist wie *V. cruciatum*.“

1) Bei *Veronica peregrina* genügen schon geringe Lichtmengen, um eine deutliche Förderung der Keimung zu erweisen. Ich habe dies schon im Satz 2 meiner kurzen Mitteilung: „Ein Fall beschleunigender Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung“ (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XVII, 1899, S. 310) ausgesprochen. Von meinen unveröffentlichten Versuchen mit genannter *Veronica*-Art ist mir erinnerlich, daß in einem hinter die Rubinscheibe einer photographischen Dunkelkammer (durch die aus dem Nebenraum sehr wenig Licht gelangte) gestellten Topfe die Beschleunigung in der Keimung der dort ausgesetzten Samen gegenüber dem völlig verdunkelten Topfe sehr deutlich hervortrat. Über geringe Lichtmengen, die fördernden Einfluß auf die Keimung nehmen, sind späterhin mehrfach Angaben und auch in exakterer Weise gemacht worden. So vor allem von Haak („Die Prüfung des Kiefernsamens.“ Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen, 1912), der schon $^{1}/_{8}$ HK genügend fand, die Keimung der Kiefernsamen zu beschleunigen. Auch hat Lehmann („Über die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur.“ Zeitschr. f. Botanik, 4. Jahrg., 1912) einen ganz

aber, um zur Keimung zu gelangen, relativ sehr hoher Lichtintensitäten bedürfen.

Der Versuch erweist aber auch eine bemerkenswerte Empfindlichkeit der Mistelsamen für nicht zu hohe Lichtunterschiede, da auf der Platte mit weißem Untergrund die Keimung, wenn auch verzögert, doch bei 16 von 20 Samen erfolgte. Es kam also hier auch das von der Platte reflektierte Licht zur Geltung und bewirkte den erwähnten Erfolg, während der Ausfall dieses reflektierten Lichtes bei IIa jede Keimung verhinderte, das zutretende Oberlicht zur Keimung nicht zu führen vermochte, ja überdies das Erlöschen des Keimvermögens bewirkte.

Was nun das Verhalten der Keimlinge auf Platte II b betrifft, so zeigte sich auch hier negativ geotropische Aufrichtung vieler Hypokotyle und trat dies begreiflicherweise, je nachdem die Keimung früher oder später erfolgt war, ebenfalls früher oder später ein. Bei Embryonen mit etwa 3 mm langen Hypokotylen waren diese bei 4 gekeimten Samen schon am 22. V. gegen das Oberlicht geotropisch aufgerichtet und bis 9. VI. wurde an 9 Samen und den Hypokotylen von 11 Embryonen dieses Verhalten festgestellt. Die Ausschaltung des Vorderlichtes aber hatte zur Folge, daß unter der Einwirkung des Oberlichtes, trotz der glatten Platte, hier die Hypokotyle von 5 Samen in der Periode negativ phototropischer Empfindlichkeit sich mit der Haftscheibe an der Platte zu fixieren vermochten, während es in dem Versuche Ib nur einem gelang. Bei günstiger Austrittslage des Hypokotyls kann das Oberlicht und die durch dasselbe hervorgerufene negativ phototrope Krümmung das Hypokotylende viel leichter senkrecht auf die Platte hinführen, als dies bei gleich-

---

ausgesprochenen Lichteinfluß auf die Keimung verschiedener Samen bei der geringen Lichtintensität von 6 HK festgestellt. Aber nur hohe Lichtintensitäten äußern ihre fördernde Wirkung auf die Keimung der Samen von *Chloris ciliata:* nach Gassner („Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes und des Temperaturwechsels auf die Keimung von *Chloris ciliata.*" Jahrb. d. Hamburg. Wissenschaftl. Anstalten, 1911, 29. Bd., 3. Beih.) bringen 100 NK gar keine Wirkung hervor und erst 1200 NK übten volle aus. In dieser Hinsicht dürfte sich *Viscum album Chloris ciliata* anschließen; allerdings sind die Samen dieses Grases nur unter gewissen Umständen „Lichtkeimer", während für die Mistelsamen *(Viscum album)* noch keine Bedingungen ermittelt sind, unter denen Keimung auch im Dunkeln erfolgen könnte. Erwähnt sei hier, daß mir ein Versuch, *Viscum album*-Samen im Thermostaten bei Zimmertemperatur, günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen und einer Lichtintensität von 80 K zur Keimung zu bringen, keinen Erfolg brachte.

zeitiger Mitwirkung von Vorderlicht eintreffen wird. Nur bei solchem Auftreffen scheint aber ein Festhaften auf der glatten Glasfläche möglich zu sein.

III. In diesem Versuche wurde ein Plattenpaar verwendet, das nahezu vertikal, an der Westwand des Versuchshauses angelehnt, aufgestellt wurde. Die Samen erhielten Ober- und Vorderlicht. Die eine Platte, III a, hatte eine rauhe Oberfläche, auf der die Samen lagen; die glatte Hinterfläche war schwarz gestrichen. III b war eine gewöhnliche, beiderseits glatte Glasscheibe, als Hintergrund die weiße Gewächshauswand.

Die Samen wurden auf beiden Platten quer orientiert, so daß das Auswachsen der Hypokotyle in der Horizontalen oder in einem größeren oder geringeren Winkel mit derselben erfolgen mußte, immer in einer Lage, die negativ geotropische Reaktionen gut erkennbar zu machen versprach. Doch war in einer Beziehung die Orientierung der Samen auf beiden Platten verschieden. Auf III a war die Austrittsstelle des Hypokotyls auf der dem Vorderlicht abgekehrten Seite gelegen, bei III b auf der dem Vorderlichte zugewandten. Es war auch die Frage gestellt, ob im letzteren Falle eine Hemmung im Austritt des Hypokotyls bemerkbar würde? Das war nicht der Fall.

Was nun zunächst den Keimungsverlauf betrifft, so äußerte sich auch in diesem Versuche der dunkle Untergrund der Platte III a deutlich als die Keimung verzögernd gegenüber IIIb mit hellem Untergrund. Doch kamen auch auf III a sozusagen alle (19) Samen zur Keimung. Am 20. III. war auf III a eine sichere Keimung feststellbar, auf III b 8, auf III a war die Keimung erst am 12. IV. abgelaufen (19 Samen von 20), auf III b schon am 28. III. (18 Samen)[1]. In bezug auf den Keimungsverlauf sei auf die Unterschiede zwischen Versuch I und III hingewiesen.

Im Versuch I war die Keimung am 22. III. schon abgelaufen, während sie im Versuch III auf der dunklen Platte erst begann, auf III b noch nicht zur Hälfte abgelaufen war. Darin tritt der Einfluß, den die Lage der Samen zum einfallenden Lichte auf den Keimungsverlauf

1) Sehr verspätet keimten auch die zwei letzten, schwachen Samen. Der 19. am 7. IV., der 20. am 6. V.

hat, klar zutage[1]). Im Versuch I lagen die Platten und Samen horizontal und waren in dieser Lage dem Ober- und Vorderlicht ausgesetzt, im Versuch III standen Platten und Samen im Profil zum einfallenden Lichte.

Was nun die Reaktionen der Hypokotyle betrifft, so traten an beiden Platten zunächst die negativ phototropen Reaktionen deutlich hervor und kam dabei die Wirkung des Vorderlichtes (N) im allgemeinen mehr zur Geltung als die des Oberlichtes. Schon am 30. III. war auf Platte III b an den ältesten Hypokotylen eine solche Reaktion wahrnehmbar, am 5. IV. an vielen sehr deutlich.

Eine photographische Aufnahme vom 15. IV. zeigt diese Reaktion an einem recht beträchtlichen Teil der Samen (Textfig. **1**; Richtung des einfallenden Vorder- sowie des Oberlichtes durch Pfeile angedeutet). Insbesonders sei auf die vier Samen rechts oben hingewiesen, auf die noch in einer zweiten Abbildung, die nach Eintritt der geotropischen Reaktion gewonnen wurde, zu achten sein wird.

Die geotropischen Reaktionen kamen auf beiden Platten sehr deutlich zum Ausdruck, doch verschieden. Die Verschiedenheit war vor allem bedingt durch die rauhe Oberfläche der „schwarzen" Platte gegenüber der glatten, der gewöhnlichen. Auf ersterer gelangten die Hypokotyle vielfach mit ihren Haftscheiben zur Fixierung und wenn dann durch die Wirkung des negativen Geotropismus auch teilweise Änderungen in der Lage der Samen eintraten, blieb im großen und ganzen ihre ursprüngliche Verteilung erhalten und die Samen verharrten an dem ihnen angewiesenen Orte. Auf der zweiten Platte, III b, kam aber keine Fixierung der Embryonen mittels der Haftscheiben zustande. Durch die geotropischen Reaktionen einerseits, andererseits durch die (obschon zähflüssige) Be-

---

1) Den Einfluß der Lage der Platten mit ausgelegten Mistelsamen auf die Keimung hat Wiesner („Über die Ruheperiode und über einige Keimungsbedingungen der Samen von *Viscum album*". Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XV, 1897, S. 7) hervorgehoben, ohne aber seine Ausführung durch Versuchsergebnisse zu belegen. Wohl aber hat er die den Platten bei verschiedener Lage zukommende Lichtstärke für ein mit Oberlicht versehenes Kalthaus berechnet. Die Lichtstärken von Platte in vertikaler Profilfläche, zu Platte mit vertikaler Stirnfläche, zu Platte in Horizontalfläche verhalten sich nach ihm wie 1 : 2 : 4. Die Einwirkung dieser beträchtlichen Unterschiede in der Lichtmenge kommt nun hier und im folgenden in den durchgeführten Versuchen anschaulich zur Geltung.

schaffenheit des Schleims war bei mangelnder Fixierung durch die Haftscheibe eine viel größere Umlagerung einzelner Samen an Ort und Stelle, sogar ein Absinken aus den Reihen (die Platten des Versuches III standen ja annähernd senkrecht), in welche sie ursprünglich gestellt waren, ermöglicht. Der Anstoß zu diesen Umlagerungen war aber überall durch die Wachstumsbewegungen, die der negative Geotropismus auslöste, gegeben.



Fig. 1.

Die Klarheit der Ergebnisse litt auch einigermaßen durch die Polyembryonie vieler Mistelsamen. Eine Reaktion des einen Hypokotyls konnte die Lage des anderen verändern und ungünstig beeinflussen, zumal die Entwicklung der Hypokotyle polyembryoner Samen häufig eine sehr ungleiche ist. Hat z. B. ein Hypokotyl bereits eine gute geotropische Reaktion vollführt, so kann diese durch die Reaktion, die bei einem jüngeren Hypokotyl später erfolgt, an jenem verwischt werden; jenes wird durch die Reaktion

des jüngeren Hypokotyls in eine andere Lage gebracht und kann, da die Periode seiner geotropischen Empfindlichkeit bereits abgeklungen ist, nicht mehr in eine entsprechende Lage geraten. Für diese Versuche wären daher bei allfälliger Wiederholung einembryonige Samen viel zweckmäßiger, als die (zu hohem Prozentsatz) mehrembryonigen der Laubholzmisteln. In dieser Hinsicht wären also die Samen der Nadelholzmisteln zu empfehlen[1]).

Nach den vorangestellten allgemeinen Bemerkungen wollen wir uns an der Hand der am 4. V. 15 von den Kulturen III a und III b gemachten photographischen Aufnahmen (vgl. die Textfig. 2 und 3) eingehender über das oben Gesagte orientieren und besonders auf die zum Ausdruck kommende geotropische Reaktion achten. Sie tritt auf der dunklen Platte mit rauher Oberfläche (III a), Textfig. 2, überzeugend hervor. Die Samen haben im wesentlichen ihre ursprüngliche Anordnung und Richtung bewahrt (Austrittsseite des Hypokotyls vom Vorderlichte abgewendet). Bei der Mehrzahl der Samen haben die Hypokotyle eine Lage, die gewissermaßen der Resultierenden zwischen negativ phototropischer und negativ geotropischer Reaktion entspricht. Bei einigen aber hat schließlich die negativ geotropische Reaktion das Übergewicht erlangt (so beim 3. Samen in der ersten, beim 1. Samen in der dritten Reihe usw.).

Natürlich war das Bild, das die Kultur vor etwa 3 Wochen, wo der negative Phototropismus allein auf die Hypokotyle Richtung gebend eingewirkt hatte, ein ganz anderes. Die Hypokotyle waren da, unter wesentlicher Wirkung des Vorderlichtes, mehr minder horizontal nach hinten orientiert. Schon in dieser Periode gelang es den meisten, sich auf der rauhen Platte mit dem Ende (der Haftscheibe) mehr oder weniger zu befestigen. Erst mit dem Eintritt der geotropischen Empfindlichkeit zeigte sich das Bestreben, die Hypokotyle mehr oder minder steil dem Oberlicht entgegen zu stellen. Bei einigen ist diese Reaktion infolge doppelter Fixierung, einerseits durch den eingedickten Schleim, andererseits durch

1) Ich habe zwar gezeigt, daß auch die Nadelholzmisteln nicht zu selten zwei Embryonen im Samen führen und zwar bei Kiefernmisteln 17 %, bei Tannenmisteln zwischen 13—14 % derselben; immerhin würde dies im gegebenen Falle einen Vorteil bieten, da bei den Laubholzmisteln sehr häufig über 50 % der Samen mehrembryonig sind. (Vgl. E. Heinricher: „Experimentelle Beiträge zur Frage nach den Rassen und der Rassenbildung der Mistel.“ Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenkunde usw., II. Abt., 31. Bd., 1911, S. 284.)

die Haftscheiben, wenig zum Ausdruck gekommen, so z. B. beim 4. Samen (von links nach rechts) der obersten und beim 1. Samen der vierten Reihe. Bei anderen ist die Reaktion viel deutlicher und von nicht unwesentlichen Lageveränderungen der Samen begleitet. Ursprünglich waren ja die Samen alle mit ihrer flachen Seite der Platte aufgelegt gewesen, die Austrittsstelle des Hypo-



Fig. 2.

kotyls nach hinten gekehrt. Der negative Phototropismus hat an dieser Lage wenig geändert. Durch die geotropische Reaktion aber wurden die Samen mehr oder minder verlagert und speziell aufgerichtet, so daß sie in schiefe (1. Same, 1. Reihe) oder eine ausgesprochene Kantenstellung (3. Same, 1. Reihe) gelangten, ja selbst — bei gleichzeitiger Drehung — teilweise umgekippt wurden (3. Same, 4. Reihe). So ist bei einigen Samen (3. Same, 1. Reihe, 3. Same

in der 4. Reihe) die ursprüngliche Richtung (Austrittsstelle des Hypokotyls hinten, links) um 90° verändert worden (ist nach unten gerichtet).

Man sieht, daß diese besonders intensiven, negativ geotropischen Krümmungen hauptsächlich unterhalb des plumularen, im Endosperm des Samens steckenden Teile des Embryos zustande kamen. Bei einigen Samen wurde durch die geotrope Reaktion auch die schon vorhandene Befestigung mit der Haftscheibe aufgehoben, wie bei dem Embryo des 3. Samens in der 1. Reihe, was im Bilde aber nicht sichtbar ist.

Wenden wir uns nun zur Aufnahme von III b, vom 4. V. 1915 (Textfig. 3), der Kultur auf glatter, heller Platte und ursprünglicher Orientierung der Austrittsstelle der Hypokotyle nach vorn gegen das Vorderlicht. Ein Vergleich mit Textfig. 1, die Kultur am 15. IV. darstellend, macht zunächst gleich klar, welchen starken Platzwechsel manche Samen vollzogen haben und wie andere, zwar den ursprünglichen Platz im ganzen behauptend, doch beträchtliche Lageänderungen zeigen. Dieses verschiedene Verhalten von Platte III a ist in erster Linie der glatten Fläche zuzuschreiben. Erstens konnte eine Befestigung mittels der Haftscheiben nicht eintreten, zweitens war auch bei den geotropischen Wachstumskrümmungen ein Abgleiten der Samen wegen des weniger haftenden Schleimes erleichtert. Wenn wir aber von den offenbar stark verlagerten Samen absehen, so kommt in den übrigen die negativ geotropische Reaktion der Hypokotyle doch gut zum Ausdruck. Insbesonders wäre auf die Gruppe von 4 Samen oben rechts hinzuweisen, die ihren ursprünglichen Ort beibehalten hat, wenn auch eine durch die Reaktionen erfolgte Drehung der Samen zum Teil sehr klar ersichtlich wird.

Noch sei bemerkt, daß, während die erste Aufnahme der Platte III b mit der negativ phototropen Reaktion am 15. IV. gemacht wurde, die ersten negativ geotropen Reaktionen schon am 21. IV. bemerkbar wurden und am 28. IV. schon bei dem größten Teil der Samen ausgesprochen vorlagen. Daß die zweite Aufnahme, Textfig. 3, dann am 5. V. erfolgte, wurde schon vorhergehend erwähnt.

Mit der Platte III b wurde dann am 6. V. noch folgender Versuch angestellt. Sie wurde um 11 h. a. m. mit der Längsseite senkrecht gestellt, so daß die früher dem Vorderlicht zugekehrte Kante nach oben sah, ihre früher basale Kante gegen N, das Vorderlicht, orientiert war. Dadurch kamen, man vgl. Textfig. 3,

die meisten Hypokotyle in eine horizontale Lage, in eine optimale Reizlage für den negativen Geotropismus. Es war die Frage, ob sie noch Reaktionsfähigkeit besitzen und durch Aufrichtung antworten würden. Am 11. V. konnte eine Reaktion noch nicht wahrgenommen werden, am 22. V. wurde unter Heranziehung der Aufnahme vom 5. V. eine genaue Revision vorgenommen. Im ganzen ergab sich, daß überwiegend keine Reaktionen zu erkennen waren, die geotropische Empfindlichkeit also rasch erlischt. Nur



Fig. 3.

bei zwei Embryonen war noch eine deutliche Aufrichtung eingetreten. Einer dieser Embryonen wurde mit dem dazugehörigen Samen am 22. V. gezeichnet (Fig. 4, Taf. II). Dieser Same entspricht dem vorletzten Samen in der obersten Reihe, der in Textfig. 3 wiedergegebenen Aufnahme. Wie beim Vergleich leicht ersichtlich, hat der Same eine starke Lageveränderung vollzogen, liegt nun mit der Kante der Glasplatte auf und hat das Hypokotyl merklich aufgerichtet.

IV. Diese Kulturreihe, umfassend die Platten IV a und IV b, war der unter III ähnlich und soll nur kurz besprochen werden. Beide Platten wurden an der Westwand des N-Hauses nahezu senkrecht aufgestellt, erhielten Ober- und Vorder- (N-) Licht, waren aber beide gewöhnliche, beiderseits glatte Platten. Nur stand IV a an eine mit mattem, schwarzem Papier überzogene Pappwand, IV b aber unmittelbar an die weiße Gewächshauswand angelehnt. Die Orientierung der Samen war gleichmäßig quer; bei 4 a die Austrittsstelle der Hypokotyle vom Vorderlichte abgewendet, bei 4 b gegen das Vorderlicht sehend.

Auch in diesem Falle war der Einfluß dunklen oder hellen Untergrundes auf den Keimungsverlauf bemerkbar. Am 20. III. bei IV a eine deutliche Keimung, 4—5 Samen im ersten Beginn, bei IV b gleichzeitig 5 deutliche Keimungen, 5 Samen im Keimungsbeginn. Bis 12. IV. erfolgte ein nahezu völliger Ausgleich, auf beiden Platten hatten alle 20 Samen gekeimt; auf IV a waren manche Hypokotyle in der Entwicklung noch etwas rückständig gegenüber jenen von IV b. Auf Platte IV a kam ein Absinken einzelner Samen vor, Drehungen und Verlagerungen, wie sie bei Kultur III geschildert wurden, aber auf beiden.

Die Kulturen wurden bis 22. V. belassen und beobachtet, dann wegen beginnender leichter Verpilzung entfernt. Das Endergebnis war, daß sozusagen an allen Hypokotylen der orientierende Einfluß des negativen Geotropismus erkannt werden konnte.

Bei den mehrembryonigen Samen war es mehrfach und besonders an Platte IV a der Fall, daß ein oder das andere Hypokotyl unter den Samen hinein und nach aufwärts gewachsen war. Die negativ geotropen Reaktionen waren schon am 7. V. überall gut erkennbar. Eine Auswahl von Samen mit den Keimlingen von Platte IV b ließ ich an diesem Tage zeichnen. Sie sind in Fig. 5, Taf. II wiedergegeben. Die mit *15* und *17* bezeichneten Samen haben ihre zur Zeit der Aussaat erhaltene Lage unverändert beibehalten, der mit *3* bezeichnete Same hat sich um mehr als 45°, der mit *9* um volle 90° gedreht. Die Aufrichtung der Hypokotyle ist eine sehr vollkommene. Da mit den Haftscheiben keine Befestigung an der glatten Glasfläche erzielt wurde, die Glasplatten aber nicht genau vertikal standen, hatten sich die Hypokotyle zum Teil genau in der Lotrechten eingestellt,

d. h. sie standen von der Glasplatte etwas ab (bei den mit *15* und *17* bezeichneten Samen).

Bei den folgenden Versuchen war, außer der Verfolgung der Krümmungsbewegungen der Hypokotyle, auch ein Vergleich der Einwirkung verschiedener Substrate auf die Keimungsintensität beabsichtigt. Als solche kamen neben den Glasplatten, die schon in den vorausgehenden Versuchen vorlagen, Holzbrettchen, eine gegossene Gipsplatte und schwedisches Filtrierpapier in Verwendung. Von letzterem gerade wurde ein Einfluß mit Rücksicht auf die Erfahrungen erwartet, die mit solcher Unterlage bei meinen Keimversuchen mit *Arceuthobium Oxycedri* gewonnen worden waren[1]). Es wurde indessen kein wesentliches Ergebnis erzielt. Der Versuch mit dem Filtrierpapier (ein Bogen schwedisches Filtrierpapier wurde mehrfach zusammengelegt, mit Wasser durchtränkt auf einen Porzellanteller gebracht und dann mit 20 Mistelsamen belegt) mußte schon am 8. III. wegen starker Verpilzung[2]) aufgelassen werden, um eine Infektion der übrigen Kulturen hintanzuhalten.

V. Dieser Versuch wurde auf einer gewöhnlichen, beiderseits glatten Glasplatte durchgeführt. Die Platte wurde mit 20 quergelegten Mistelsamen, in Reihen zu 4, beschickt, die so orientiert waren, daß die Austrittsstelle der Hypokotyle nach links gerichtet war. Die Platte wurde auf der Terrazzo-Arbeitsfläche des N-Hauses nahezu senkrecht (mit der Schmalseite) aufgestellt resp. der grauen Mauer angelegt, die sich über jener bis zu einer Höhe von 17 cm erhebt, um dann, 37 cm zurückgehend, in die verglaste N-Wand überzugehen. Die Verhältnisse im Versuch V unterschieden sich also von jenen in den Versuchen III und IV dadurch, daß das N-seitige Vorderlicht ausfiel und vor allem das Oberlicht in Betracht kam. (Allerdings auch das von den Wänden, besonders der S-Wand des Versuchshauses, zurückgeworfene Licht.)

Zunächst sei hervorgehoben, daß sich der Ausfall des Vorderlichtes im Keimverlauf recht deutlich erkennen ließ. Es wird nicht unangebracht sein, eine kleine tabellarische Übersicht zu geben, die den Einfluß der Lage der ausgelegten

---

1) Vgl. E. Heinricher: „Über besondere Keimungsbedingungen, welche die Samen der Zwergmistel, *Arceuthobium Oxycedri* (DC.) M. Bieb., beanspruchen.“ (Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenkunde usw., II. Abt., Bd. 42, S. 705.)

2) Es war leider übersehen worden, denselben vorher zu sterilisieren.

Samen (bezw. der Platten) und der ihnen zukommenden Lichtmenge darlegt.

Versuch	Lichtbezug	Lage der Platte	Anzahl der gekeimten Samen[1])	Davon sicher gekeimt, Rest im Beginn
I b	Ober- und Vorderlicht	horizontal	18	18
III b	desgl.	senkrecht	9	8
IV b	desgl.	desgl.	10	9
V	Oberlicht	desgl.	6	3

Gewiß geht aus der Tabelle auf das klarste hervor, wie sehr die Keimung der Mistelsamen von der Lichtsumme, die ihnen zukommt, abhängig und wie maßgebend dafür die Lage ist, die der Same gegen das einfallende Licht hat.

Abgelaufen waren auf der Platte des Versuches V die Keimungen am 2. IV. An diesem Tage waren 18 Samen deutlich gekeimt, einer im Keimbeginn. Der 20. Same, ein Schwächling, folgte erst am 22. IV.

Die Samen behielten ihren ursprünglichen Ort bis zum Abschluß des Versuches (22. V.). Drehungen der Samen, so daß die ursprünglich nach links gerichtete Austrittsstelle der Hypokotyle schließlich mehr minder oder völlig nach unten lag, kamen mehrfach vor.

Am 19. IV. wurden schon verschiedentlich die negativ geotropischen Reaktionen erkennbar. Am 7. V. waren sie durchwegs vorhanden, abgesehen von dem Hypokotyl des 20. Samens, der verspätet gekeimt hatte. Das Hypokotyl dieses Samens war noch kurz und in der Austrittsrichtung nach links horizontal orientiert.

Alle Hypokotyle hatten schließlich (7. V.) eine nach aufwärts gerichtete Stellung, nicht wenige waren lotrecht nach oben eingestellt. Bei mehrembryonigen Samen kam es öfters vor, daß das eine Hypokotyl hinter dem mehr oder minder

1) Auf jeder Platte waren 20 Samen ausgelegt; die Angaben beziehen sich auf die bis zum 20. III. 1915 erfolgten Keimungen; als Substrat dienten überall gewöhnliche, glatte Glasplatten.

von der Platte abgehobenen Samen aufwärts gewachsen war. Negativ phototropische Reaktionen waren schließlich keine erkennbar.

VI. Auf zwei Fichtenholzbrettchen, von ungefähr gleichem Formate wie die verwendeten Glasplatten, wurden je 20 Mistelsamen ausgelegt. Das eine Brettchen wurde annähernd senkrecht, wie die Glasplatte im Versuch V, bei Ausschluß des Vorderlichtes also, aufgestellt. Auch wurden die Samen in 5 Reihen zu vieren mit querer Orientierung (Austrittsstelle der Hypokotyle nach links) ausgelegt (VI a). Das zweite Brettchen wurde auf der nordseitigen Terrazzo-Fläche auf einem Porzellanteller horizontal ausgelegt. Die längeren Kanten des Brettchens waren parallel zur N-Wand des Versuchsgewächshauses orientiert, die Samen lagen in 4 Reihen zu fünfen hintereinander, mit der Austrittsstelle für die Hypokotyle nach vorn gegen das Vorderlicht gerichtet (VI b).

Auch in diesem Versuche zeigte sich im Keimverlauf deutlich der Ausschluß des Vorderlichtes bei VI a, gegenüber VI b mit Ober- und Vorderlicht[1]).

Am 18. III. waren bei VI a erst 3 Keimungen vollzogen, bei VI b 15 (10 deutlich, 5 im Beginn); am 22. III. bei VI a 9 (6 + 3), bei VI b 19 (18 + 1). Bei VI b war an diesem Tage die Keimung abgelaufen (der 20. Same keimte nicht); bei VI a zwar auch schon am 28. III. 19 Keimlinge (18 + 1), doch waren auch am 2. IV., als der letzte Same keimte, die Keimlinge gegenüber VI b sehr zurückgeblieben. Hingegen war eine Beeinflussung des Substrates auf den Keimungsverlauf nicht festzustellen. Zu diesem Schlusse berechtigt der Vergleich von Kultur I b (Glasplatte, horizontal liegend, Vorder- und Oberlicht, vgl. die Tabelle, S. 342) mit VI b. Auf der Glasplatte, wie auf dem Brettchen waren am 20. III 18 Samen gekeimt.

Den Verlauf der Erscheinungen will ich nun zuerst für das horizontal liegende Brettchen, also VI b, skizzieren. Am 22. III. war an den ältesten Hypokotylen, von ungefähr 1 mm Länge, bereits der Einfluß des negativen Phototropismus, und zwar zunächst mehr als Wirkung des Oberlichtes, wahrnehmbar. Als Endresultat hingegen ergab sich ein Vorwiegen negativ phototropischer Reaktion auf das Vorderlicht. Die überwiegende Mehrzahl der Hypokotyle

---

1) Als mitwirkend fällt auch die verschiedene Lage der als Substrat dienenden Holzbrettchen ins Gewicht. Bei VI a Profil-, bei VI b Flächenlage.

(die 19 gekeimten Samen ergaben 29 Keimlinge), 27, zeigten eine deutliche Rückwärtskrümmung, d. h. vom Vorderlicht weg. So war die Sachlage bei der genauen Revision am 8. V. und sie blieb stationär bis zum Auflassen der Kultur am 27. V. Sieben dieser Hypokotyle hatten sich an dem Brettchen gut mittels der Haftscheiben befestigt.

Die geotropischen Reaktionen traten bei diesem Versuch in den Hintergrund, obschon sie nicht ausblieben. Schon am 19. IV. wurden solche an 3 Hypokotylen beobachtet, am 30. IV. traten sie an 10 derselben hervor. So war es auch noch am 8. V. Die negativ phototrope Reaktion auf das Vorderlicht, im Zusammenwirken mit dem negativen Geotropismus und der gehobelten, relativ glatten Oberfläche des Brettchens dürfte auch Ursache gewesen sein, daß so wenige Hypokotyle zu guter Befestigung gelangten. Eine größere Anzahl von Hypokotylen war zunächst nach rückwärts gewachsen, richtete dann aber den radikularen Pol mit der Haftscheibe mehr oder minder empor.

Vielfach scheint auch der zähflüssige Schleim eine mechanische Hemmung für die geotropische Reaktion bewirkt zu haben. Eigentümlich war z. B. das Verhalten der in Fig. 6, Taf. II wiedergegebenen Keimlinge. An beiden tritt die negativ phototropische Reaktion auf das von vorn kommende Licht hervor; jedoch wurden schließlich die Hypokotyle gehoben und wuchsen nun adhärierend auf der oberen Samenfläche dahin. Die Hebung der Hypokotyle ist wohl dem negativen Geotropismus zuzuschreiben; daß sie nicht vollkommen gelang, dem hemmenden Einfluß der zähen Schleimhülle (diese ist in der Zeichnung nicht wiedergegeben). Bei dem mit 2 bezeichneten Keimling trat noch eine eigentümliche Erscheinung auf, die aus der Zeichnung nicht ersichtlich wird. Das zunächst nach rückwärts gewachsene Hypokotyl krümmte sich später aufwärts, der Endteil mit der Haftscheibe aber wieder etwas nach unten und so blieb er auf der Samenoberfläche liegen. Vielleicht eine chemotrope Reaktion; oder liegt nur eine Nutationskrümmung vor?

Vor der Besprechung des Verhaltens der Keimlinge auf VI a will ich noch eine andere Brettchenkultur im Bilde vorführen und erläutern. Sie wurde bei vertikaler Aufstellung, am gleichen Orte wie VI a, im Frühjahr 1914 gemacht und am 22. V. photographiert. Diese Kultur rührt von Versuchen her, die mein Schüler Bruno Löffler mit ganz anderer Fragestellung durchgeführt hat. Mich

interessierte sie im Vergleich zu jener Kultur auf horizontal liegender Glasplatte, die S. 325 besprochen wurde und in den Fig. 1 und 2 der Taf. I abgebildet erscheint.

Die Fig. 1, Taf. III gibt uns das Endergebnis wieder. Bemerkt sei noch, daß die Samen mit der Austrittsseite für die Hypokotyle nach unten orientiert waren, das Vorder- (N-) Licht ausgeschlossen war, hingegen Oberlicht einwirkte. Die Aufnahme zeigt, daß hier ganz vorwiegend der negative Phototropismus zur Wirkung gelangte, und daß fast alle Hypokotyle sich an dem rauhen Holzbrettchen mit der Haftscheibe zu befestigen vermochten. Für die Wirkung des negativen Phototropismus war es offenbar günstig, daß die Austrittsrichtung der Hypokotyle mit der durch den Phototropismus angestrebten mehr minder zusammenfiel. Die rauhe Fläche wieder begünstigte die Befestigung der Haftscheiben. Allerdings sind geotropische Reaktionen an den Keimlingen einzelner Samen auch deutlich zu erkennen. So insbesonders beim ersten und zweiten Samen der zweiten Reihe (von links nach rechts) und beim ersten und dritten Samen der dritten Reihe.

Recht verschieden davon ist das Bild der Brettchenkultur VI b, das nach der Aufnahme vom 4. V. 1915 in Textfig. 4 vorliegt. Die Beleuchtungsverhältnisse waren hier die gleichen, die Unterschiede im Verhalten der Keimlinge werden aber offenbar bedingt einerseits durch die relativ glatte Fläche des Holzbrettchens (wie das Bild Textfig. 4 gegenüber Fig. 1, Taf. III unmittelbar erkennen läßt), andererseits durch die andersartige Orientierung, die den Samen auf diesem Holzbrettchen gegeben war: Querlage, Austrittsstelle der Hypokotyle nach links sehend; die ausgetretenen Hypokotyle kamen so unmittelbar + in die horizontale und für den Angriff des Geotropismus optimale Lage.

In der Tat zeigt uns Textfig. 4 eine deutliche Vorherrschaft der geotropischen Reaktionen. In den drei unteren Reihen zeigen die Keimlinge nur solche[1]); auch in den oberen einige deutlich (1. Reihe, 1., 3. und 4. Same, 2. Reihe, 2. und 3. Same). Negativ phototrope Reaktionen kommen nur in den beiden obersten Reihen zum Ausdruck und es haben sich auch nur solche Hypokotyle mit der Haft-

---

1) In der untersten Reihe sind die Bilder unklar. Die Unklarheit kommt teils dadurch zustande, daß die Samen in Kantenstellung übergegangen (der erste) oder die Hypokotyle unter den Samen nach aufwärts gewachsen sind, teils ist sie durch die Art der Wiedergabe (Raster) leider noch erhöht.

scheibe am Brettchen befestigt. (In der ersten Reihe die unteren Hypokotyle, die aus dem 1., 3. und 4. Samen ausgetreten sind, in der zweiten eines des ersten [Bild unklar] und beide des 4. Samens [im Bilde nicht unterscheidbar].)

Dieses Verhalten weist darauf hin, daß zur phototropischen Reaktion nur eine größere Lichtintensität



Fig. 4.

führt; die den drei unteren Samenreihen zugekommene scheint dazu nicht ausgereicht zu haben[1]); jedenfalls ist sie,

1) Dies scheint im Widerspruch zu stehen mit dem Ergebnis, das Fig. 1, Taf. III vorführt, wo auch die Hypokotyle der untersten Samenreihen negativ phototropisch orientiert sind. Aber erstens fiel hier die Austrittsrichtung der Hypokotyle in die Richtung der phototropen Reaktion, zweitens können die beiden Brettchenkulturen nicht direkt in dieser

da die Haftscheiben nicht zur Befestigung gelangten, durch den negativen Geotropismus überwunden und vollkommen verwischt worden.

Die Brettchenkulturen zeigen gleich den Glasplattenkulturen, die vorausgehend besprochen wurden, wie sehr die Befestigung der Haftscheiben von der Beschaffenheit der Substratfläche abhängig ist, wie glatte Flächen sie erschweren oder ganz verhindern, und wie an nicht fixierten Hypokotylen die Reaktion auf den negativen Geotropismus ermöglicht ist und besonders klar zutage tritt.

VII. Kultur auf einem gegossenen, flach-zylindrischen Gipsblock. Der Block von 8 cm Durchmesser und 1,5 cm Höhe kam zunächst in einen Untersatz mit Wasser, nach einigen Tagen reichlicher Wasseraufnahme einfach auf die nordseitige Terrazzo-Arbeitsfläche. Seine Lage war während des ganzen Versuches die gleiche; die 20 Samen wurden so ausgelegt, daß alle mit der Austrittsstelle für die Hypokotyle gegen das Vorderlicht lagen. Außer dem N-Licht fiel auf die Kultur auch das Oberlicht.

Der Keimungsverlauf zeigte hier die größte Beschleunigung von allen Kulturen, wofür wohl der Wassergehalt des Gipsblockes maßgebend war. Beträchtlich war sie übrigens nicht, wie ein Vergleich der für die Kultur I b gegebenen Daten ergibt (vgl. S. 327). Beginn der Keimung am 8. III., am 12. III. 7 Samen gekeimt, am 18. III. 15, am 20. III. war die Keimung aller Samen vollzogen. Am 26. III. war die negativ phototrope Reaktion auf das Oberlicht vorhanden, am längsten Hypokotyl auch eine Rückwärtswendung, Reaktion auf das Vorderlicht. Diese Reaktion wurde dann herrschend, wie die am 15. IV. gemachte photographische Aufnahme (Fig. 4, Taf. I) zeigt. Die Rückwärtskrümmung erfolgte wohl, weil die Oberfläche des Gipsblockes, obschon nicht spiegelglatt, doch zu glatt war, um den Hypokotylen nach der ersten Reaktion auf das Oberlicht die Befestigung mit der Haftscheibe zu ermöglichen. Diese war bei Beendigung des Versuches, 22. V., nur bei drei Keimlingen festzustellen. Schon am Vortage der

---

Hinsicht in Vergleich gezogen werden. Die eine wurde ja 1914, die andere 1915 durchgeführt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß zur maßgebenden Zeit 1914 die Intensität des Oberlichtes eine höhere gewesen ist als 1915.

ersten photographischen Aufnahme war an einem Hypokotyl (linker Same der untersten Reihe) eine negativ geotropische Reaktion, beginnende Aufrichtung, erkennbar. Das war am 30. IV. bei den Keimlingen vieler Samen der Fall.

Am 4. V. wurde eine zweite photographische Aufnahme gemacht, die Fig. 2, Taf. III wiedergibt. An 17 von 32 vorhandenen Keimlingen konnten geotropische Krümmungen des Hypokotyls wahrgenommen werden. Eine so vollkommene Aufrichtung desselben, wie sie die Glasplattenkulturen 1914, von denen die Bilder 1 und 2, Taf. I stammen, zeigen und wie sie in gleicher Weise die Kultur Ib ergeben hatte, kam allerdings nicht zustande. Ursache dürfte der bei dieser Kultur viel flüssiger gebliebene Schleim sein, der die Samen umhüllte[1]). Dadurch war eine festere Fixierung der Samen am Substrat ausgeschlossen und eine solche begünstigt offenbar das präzise Hervortreten der geotropischen Reaktion.

VIII. Eine Kultur wurde auf gewöhnlicher Glasplatte, bei gleichzeitiger Beleuchtung der ihr aufliegenden Samen von oben und unten, durchgeführt. Dazu wurde ein kleiner Apparat verwendet, der auf einem 28 cm hohen Gestell oben eine quadratische, horizontale Glasscheibe von 26 cm Seitenlänge trägt, die in einen Holzrahmen gefaßt ist. Unter derselben wird durch einen unter 45° geneigten Spiegel das auf diesen fallende Licht nach oben reflektiert. Auf die Kultur fiel Oberlicht und Vorderlicht von N, dann das durch den Spiegel reflektierte; anderes Licht[2]) war durch einen dreiseitigen Pappschirm von 70 cm Höhe abgewehrt. Die Samen wurden in 4 Reihen, zu fünf in jeder, mit der Austrittsstelle der Hypokotyle nach vorn, ausgelegt.

Beabsichtigt war, durch das vom Spiegel reflektierte Licht die phototropische Reaktion auszuschalten und womöglich dadurch das Hervortreten der geotropischen Reaktion zu steigern. Wie wir sehen werden, wurde das aber nicht erreicht.

Rücksichtlich des Keimungsverlaufes wäre zu erwähnen, daß die Keimungen verspätet einsetzten, was wohl der Abwehr des

---

1) Durch den mit Wasser vollgesogenen Gipsblock konnte solches vom Schleim aufgenommen werden.

2) Der Schirm wurde von der Südseite herangeschoben, verhinderte den Zutritt diffusen Lichtes von hinten und den Flanken.

diffusen Seitenlichtes zuzuschreiben sein wird. Am 18. III. waren erst 7 Keimungen, zumeist im Beginn stehend, nachzuweisen. Abgelaufen war die Keimung am 26. III.; 19 Samen waren gekeimt, verspätet (9. IV.) folgte der letzte.

Die phototropischen Reaktionen wurden aber durch das vom Spiegel reflektierte Licht nicht ausgeschaltet; das direkt auffallende erwies sich als stärker. Schon am 22. III. war an den stärker ausgewachsenen Hypokotylen eine negativ phototropische Krümmung nach abwärts erkennbar, am 5. IV. war eine solche allgemeiner vorhanden. Dann begannen die Hypokotyle, die auf der glatten Platte sich nicht anzuheften vermochten, dieser horizontal anliegend nach rückwärts zu wachsen (9. IV.). Am 19. IV. wurden endlich geotropische Reaktionen, aber nur an 3—4 Hypokotylen, wahrnehmbar, führten aber nirgends zu einer größeren Vollkommenheit. Die negativ geotropen Reaktionen kamen hier am schlechtesten zum Ausdruck, waren noch weniger gut als bei der Kultur auf dem Gipsblock. Die Ursache scheint in der dauernd mehr flüssig gebliebenen Schleimmasse zu liegen, welche die Samen zu wenig fixierte und dadurch dem Zustandekommen einer guten geotropischen Reaktion hinderlich war. Die Schleimmasse auf dieser Glasplatte erwies sich als merkwürdig verschieden von der der übrigen Platten und scheint ihre Durchleuchtung dabei eine Rolle gespielt zu haben. Ein großer gelblicher Tropfen umgab jeden Samen und dieser Schleim war viel flüssiger als auf den anderen Platten. In dieser Beziehung war er dem der Samen auf dem Gipsblock ähnlich, nur fehlte diesem die gelbliche Färbung.

Die Versuche dieser Reihe haben in nicht anzuzweifelnder Weise die geotropische Empfindlichkeit des Mistelhypokotyls erwiesen, aber auch gezeigt, daß diese erst einer Periode phototropischer Reizbarkeit folgt und nur kurze Zeit anhält. Das Zumausdruckkommen der negativ geotropischen Reaktion hängt in erster Linie von der Beschaffenheit der Substratfläche ab, auf welcher die Mistelsamen keimen. An rauhen Flächen führt meist schon die phototrope Krümmung zur Befestigung des Hypokotyls mit der Haftscheibe und hemmt dann, oder verdeckt mehr minder die geotropische Reaktion. Diese hat für die Befestigung des Mistelkeimes an der Nährpflanze jedenfalls Bedeutung. Ist das

Hypokotyl durch das Licht in eine vom Nährast abgekehrte Richtung gelenkt worden — oder war die Intensität desselben zur Keimung, aber nicht zur Auslösung des negativen Phototropismus ausreichend —, so vermag der negative Geotropismus offenbar noch oft die Haftscheibe zum Nähraste hinzuführen. Besonders bei Samen, die an die Unterseite von Zweigen gelangten, wird die Befestigung mit der Haftscheibe der Geotropismus besorgen. Den Nutationskrümmungen, die sich nach Ablauf der geotropischen Reizbarkeit zeigen, dürfte aber in dieser Beziehung nur wenig Bedeutung zukommen.

Gleichzeitig haben die Versuche interessante Aufklärung über das hohe Lichtbedürfnis der Mistelsamen zur Auslösung der Keimung und auch zur Erhaltung des Keimvermögens gebracht und gezeigt, wie Änderungen in der Summe des Lichtgenusses, die durch verschiedene Lage, dunkle oder helle Färbung der Unterlage, Abblenden eines Teiles des Lichtes bewirkt werden, maßgebenden Einfluß auf den Keimungsverlauf ausüben; auch entscheiden diese Umstände, ob überhaupt noch Keimung eintritt, oder ob nicht nur diese vereitelt wird, sondern auch das Erlöschen des Keimvermögens erfolgt. Im übrigen sei hier auf die Zusammenfassung, welche die Abhandlung beschließt, verwiesen[1]).

---

1) In der Fußnote S. 332 wurde des erfolglosen Versuches gedacht, Mistelsamen bei Zimmertemperatur, Feuchtigkeit zwischen 70—80 % und einer Lichtintensität von 80 HK im Thermostaten zur Keimung zu bringen. Ein Jahr vorher war der gleiche Versuch bei tieferer Temperatur (10—11° C) ebenfalls ohne Erfolg geblieben.

Hier sei der Schwierigkeiten gedacht, welche der Durchführung von Krümmungsversuchen mit Mistelsamen bei künstlicher Beleuchtung erwachsen, vor allem der begrenzten Zeit, in der die Mistelsamen zu Keimversuchen zu haben und zu verwenden sind. Hinderlich war für unser Institut auch das Hereinbrechen des Krieges. Das Institut verfügt zurzeit nur über einen Thermostaten. Eine weitere Dotation zur Beschaffung von Apparaten, darunter eines zweiten Thermostaten, wurde infolge des Krieges nicht bewilligt. Unser Zimmer für konstante Temperaturen, in dem gleichzeitig mehrere Versuche hätten ausgeführt werden können, war nicht verwendbar, da der eingestellte Ofen nur 4 Stunden Brenndauer hat, der als Heizer angestellte Diener uns durch den Krieg aber entzogen war. Die Einstellung eines Ofens mit 8 Stunden Brenndauer (leichtere Bedienung) mußte aber mangels einer Dotation unterbleiben.

Wenn man die interessanten und wichtigen Mitteilungen, die Lehmann („Über die Beeinflussung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur." Zeitschr. f. Botanik, 4. Jahrg., 1912) aus den Untersuchungen Professor Webers über die großen Schwankungen der Intensität im gewöhnlichen Tageslichte und die Höhe der Intensität des Tageslichtes in den einzelnen Monaten in dankenswerter Weise mitteilt, berücksichtigt, wird es sehr wahrscheinlich, daß die beim erwähnten Thermostatenversuch angewendete Lichtintensität

Versuche der II. Reihe. Verwendung von Klinostaten.

Da die Samen von *Viscum album* ohne Licht nicht keimen, können Versuche zum Nachweis des Geotropismus nicht unter Ausschluß phototropischer Reaktionen im dunklen Raume ausgeführt werden. Auf diese Schwierigkeit hat schon Wiesner aufmerksam gemacht. Im Klinostatenversuche, den er ausführte, suchte er die phototropische Reaktion durch Reflexion des Oberlichtes mittels eines Spiegels auszuschalten. Er verwendete dazu einen seiner „Schiffsuhr-Klinostaten", dessen Rotationsachse vertikal stand. Die Samen befanden sich auf der horizontalen Drehscheibe, auf Nadeln aufgesteckt. Ob auf diese Weise phototropische Reaktionen ausgeschlossen blieben, erscheint mir in bezug auf meinen vorher besprochenen „Spiegelversuch" etwas zweifelhaft; bedenklich erscheint mir auch das Aufstecken der Samen auf Nadeln, da dadurch auch Embryonen verletzt werden und dies Einfluß auf die Versuche haben könnte. Ich habe mir eine Anzahl Versuche unter Verwendung der Wiesnerschen Klinostaten ausgedacht, bei der von jeder Verletzung der zu verwendenden Samen abgesehen war.

Alle Versuche wurden am 26. II. 1915, mit am Vortage gepflückten Apfel-Mistelbeeren angesetzt.

I. Versuch. Verwendet wurde der größere „Schiffsuhren-Klinostat", der horizontal stand, also die Rotationsachse vertikal hatte. Auf der kreisenden, horizontalen Metallplatte wurde eine Glasplatte befestigt, die unterseits geschwärzt, oberseits geätzt, also rauh war. Auf ihr wurden 20 Samen, ohne bestimmte Orientierung der Austrittsseite für die Hypokotyle, ausgelegt. Über den Klinostaten kam ein parallelopipedischer Pappesturz von quadratischem Grundriß, 48 cm Seitenlänge und 70 cm Höhe, innen mit schwarzem Papier ausgekleidet. Oberlicht war ausgeschlossen, Vorderlicht von N sollte durch einen Ausschnitt von 25 und 23 cm Seitenlänge zur Platte mit den Samen gelangen. Infolge der Versuchsanordnung sollte der Phototropismus völlig unterdrückt werden

von 80 HK zu gering war. Allerdings besteht auch die Möglichkeit, daß das angewendete elektrische Licht (Kohlenfadenlampe) Strahlen von schädigender Wirkung enthielt. Unter diesen Umständen wird sich die Ermittelung der nötigen und der optimalen bestimmten Lichtmengen, die Aufdeckung ihrer allfälligen Beziehungen zur Temperatur für die Keimung der Mistelsamen, zu einer langwierigen Untersuchung gestalten.

und der negative Geotropismus der Hypokotyle rein hervortreten.

Der Versuch blieb jedoch in bezug auf das angestrebte Ziel ergebnislos, da die den Samen zukommende Lichtmenge nicht genügte, die Keimung zu ermöglichen.

Während am 20. III. auf den Platten des Versuches I (I. Reihe) die Keimung wesentlich abgelaufen war, fehlte hier noch jede Spur eines Keimungsbeginnes und so blieb es bis zum 10. V., an dem eine stärkere Verpilzung der Samen bemerkt und die Kultur in dieser Form aufgelassen wurde. Am 10. IV. findet sich im Tagebuche die Notiz, daß die Samen alle noch durchaus gut aussahen. Am 28. IV. der Vermerk, daß Verpilzung beginnt. Auch am 10. V. waren die Samen noch nicht mißfarbig. Die Platte mit den Samen kam nun, nahe einem Fenster, in einen Materialraum, der geringere Feuchtigkeit hatte als das N-Haus, wo aber wiederholt Mistelsamen zur Keimung gelangt waren. Der Belag der Schimmelpilze wurde erdrückt und ihre fernere Entwicklung gehemmt. Hier blieb die Kultur bis 22. V. — ohne daß einer der Samen gekeimt hätte —, bis auf zwei waren alle mißfarbig geworden und sicher tot. Die unzureichende Belichtung hatte auch das Keimvermögen der Samen zerstört[1]).

II. Versuch. Dieser war ursprünglich genau gleich dem I. eingeleitet. Da aber auch hier am 20. III. keine Spur einer Keimung vorlag und das Ergebnis des Versuches II der I. Versuchsreihe klar darauf hinwies, daß Lichtmangel daran schuld trage, wurde am 20. III. abends der Ausschnitt des Pappsturzes an der Vorderseite mehr als verdoppelt (Seiten der rechteckigen Öffnung 33 und 50 cm). Auch dies führte zunächst zu keinem Keimerfolg. Infolgedessen wurden am 29. III. die früher schwarz überzogenen, inneren Wandungen des Sturzes mit weißem Papier überklebt. Das hatte nun ein allmähliches Einsetzen der Keimung zur Folge. Am 7. IV. wurde an einem Samen Keimbeginn festgestellt. Am 17. IV. waren 3 deutliche Keimungen, am 28. IV. 6 und 1 Keim-

1) Ich muß betonen, daß den Schimmelpilzen meinen Erfahrungen nach gewiß kein Anteil an der Zerstörung des Keimvermögens zukommt. Nur Bakterien und Rußtaupilze sind gefährlich, solche fehlten aber in diesem Falle. In einem Pelz von Schimmel steckende Samen keimen und die Keimlinge bleiben oft monatelang am Leben, wie an Versuchen in Kalthäusern wiederholt beobachtet wurde.

beginn vorhanden. Am 7. V. 7 + 3[1]), am 10. V. 11, am 16. V. 9 + 5[2]). Am 21. V. wurde die Kultur aufgelassen.

Aber auch dieser Versuch erreichte sein eigentliches Ziel, den Nachweis des negativen Geotropismus, nicht, denn durch die so bedeutend vergrößerte Öffnung des Sturzes an der Vorderwand kam das Vorderlicht auch als Oberlicht zur Wirkung und schon am 30. IV. wurde an den ältesten Hypokotylen ein negativ phototropes Wachsen nach unten beobachtet.

In anderer Beziehung aber ist ja der Versuch lehrreich. Er zeigt, wie die ursprünglich zu geringe Lichtintensität einen beträchtlichen Keimverzug zur Folge hatte; ja bei einigen Samen war das Keimvermögen schon erloschen. Eine Verpilzung der Kultur begann erst am 10. V., am 16. V. war sie schon stark und deshalb wurde der Versuch am 21. V. aufgelassen. 3 Samen waren an diesem Tage schon verfärbt und sicher abgestorben. Bezüglich dieses Absterbens gilt aber das gleiche, wie das in der Fußnote vorher Angeführte.

Die in den Versuchen I und II angewendete Durchführung ist also wegen des hohen Lichtbedürfnisses, das die Mistelsamen zur Keimung benötigen, für den Nachweis des negativen Geotropismus der Hypokotyle nicht gangbar.

III. Versuch. Die gleiche Ursache vereitelte auch hier das angestrebte Ziel, den Ausschluß sowohl phototropischer, als geotropischer Reaktion. Verwendet wurde ein kleiner Klinostat, der vertikal, dessen Drehungsachse horizontal stand. Auf die an dieser befestigte Drehscheibe war wieder eine unten geschwärzte, oben geätzte Glasplatte befestigt, auf der 20 Mistelsamen, ohne bestimmte Orientierung ausgelegt waren. Über den Klinostaten wurde ein quadratischer Pappesturz von 38 cm Seitenlänge und 70 cm Höhe gebracht, innen mit schwarzem, mattem Papier ausgekleidet. Der Sturz war oben offen, so daß Oberlicht Zutritt hatte, Vorderlicht aber ausgeschlossen war. Die auf der senkrecht stehenden Platte mit ihr kreisenden Samen und ihre Keimlinge waren sowohl einer geotropischen, als einer phototropischen Krümmungsreaktion entzogen.

---

1) Die Schreibweise, z. B. 7 + 3 bedeutet: 7 deutliche oder vorgeschrittene Keimlinge, 3 im Beginn der Keimung stehende.

2) Dieser gekürzte Auszug aus dem gebuchten Keimverlauf wird zur Erkenntnis des Tatsächlichen genügen.

In diesem Versuche unterblieb jede Keimung, auch dann, als nach sicherer Erkenntnis, daß die den Samen zukommende Lichtmenge zu gering sei, am 30. III. der Sturz innen mit weißem Papier überzogen und, als daraufhin noch immer keine Keimung erfolgte, am 17. IV. die Höhe desselben auf die Hälfte (35 cm) verringert wurde. Die Kultur war dauernd pilzfrei und wurde bis zum 22. V. geführt. An diesem Tage wurde sie aufgelassen, da alle Samen mißfarbig und sicher tot waren.

Dieser Versuch ergänzt lehrreich den Versuch II der I. Reihe. Beachtet man die Größe der Öffnung des Sturzes für den Zutritt des Oberlichtes (38 cm Seitenlänge), so erhellt wieder, welcher verhältnismäßig hohen Lichtstärke die Mistelsamen zum Keimen bedürfen. In Bestätigung des Versuches II zeigt sich aber auch, daß auch das Keimvermögen schon bei verhältnismäßig geringem Lichtentzug erlischt — auch dann, wenn die übrigen Keimungsbedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit) gleichzeitig günstig geboten sind[1]).

In dem besprochenen Versuche war jedenfalls auch die Profillage der Samen gegenüber dem einfallenden Lichte, sowie die Rotation mitbestimmend für das Ergebnis. Bei horizontal liegender Platte wäre vielleicht eine Keimung erfolgt. Ebenso wäre es möglich, daß bei vertikaler Lage der Platte — ohne Rotation — die am oberen Ende befindlichen, besser belichteten Samen zur Keimung gelangt wären, nicht aber die tiefer befindlichen, weniger belichteten. Hierüber müßten neue Versuche Aufschluß bringen.

IV. Versuch. Hier sollte der Geotropismus — vorerst unter Ausschluß geotropischer Reaktion — an negativ phototropisch gewachsenen Hypokotylen zur Auslösung gelangen. Verwendet wurde ein kleiner, senkrecht gestellter Klinostat. An der horizontalen Achse war über der ihr aufsitzenden Scheibe eine quadratische Blechplatte aufgesteckt, die auf Stützen eine gleich große, ihr parallel stehende Platte von gewöhnlichem Glas trug. Auf diese Platte kamen innenseitig 20 Samen der Mistel zu liegen. Die Platte wurde durch den Klinostaten in vertikaler Lage, bei einfallendem Vorderlicht, gedreht. Über den

---

1) Aus früher durchgeführten Versuchen über die schädigende Wirkung der Dunkelheit auf Mistelbeeren und -samen (die an anderem Orte zur Veröffentlichung gelangen sollen) geht hervor, daß sie bei tieferen Temperaturen vermindert ist.

Klinostaten wurde nämlich ein Pappesturz von quadratischem Querschnitt (Seitenlänge 38, Höhe 70 cm) gestülpt, der innen mit schwarzem Papier ausgekleidet, oben geschlossen war; an der Vorderseite aber befand sich ein beinahe quadratischer Ausschnitt (Seiten 22 und 21 cm), an den die rotierende Platte mit den Mistelsamen nahe gerückt wurde. Man sieht, daß durch die Versuchsanordnung geotropische Krümmung der auswachsenden Hypokotyle verhindert war, während das einfallende Vorderlicht eine negativ phototrope Reaktion zur Folge haben mußte. Sie konnte sich um so klarer zeigen, als die Samen der Hinterseite der Glasplatte auflagen und ihre Hypokotyle von der Platte weg in den Zwischenraum zwischen dieser und der Blechplatte wachsen mußten. Dieser Erfolg wurde in der Tat auch erzielt.

Allein auch hier machte sich zunächst eine noch kaum ausreichende Lichtintensität, als die Keimung verzögernd, geltend. Zwar fanden sich am 20. III. drei im Keimbeginn stehende Samen, was gegenüber den Klinostatenversuchen I, II und III einen Erfolg bedeutete und entschieden dem zuzuschreiben war, daß die Platte sich mit den Samen in Flächenstellung gegen das Vorderlicht befand. Ich fürchtete aber, daß bei dem für Mistelsamen offenbar noch immer kaum ausreichenden Lichtzutritt viele Samen ungekeimt bleiben könnten und ließ deshalb den Ausschnitt an der Vorderseite des Sturzes am 24. III. abends beträchtlich vergrößern. Die Seitenlängen desselben betrugen nun 28 und 46 cm. Daß dadurch, neben dem Seitenlicht, auch von vorne kommendes Oberlicht Zutritt hatte, war in dem Falle ohne störenden Einfluß, da ja die Platte in senkrechter Lage rotierte und so eine einseitige Wirkung des Oberlichtes ausgeschlossen war.

Nun war der Keimverlauf ziemlich beschleunigt. Am 26. III. waren 3 + 4[1]), am 29. III. 5 + 4, am 3. IV. 9 + 4, am 7. IV. 14 + 3, am 9. IV. 17 + 2, am 12. IV. 19 + 1 Samen mit Keimlingen vorhanden.

Schon am 9. IV. war an den länger ausgewachsenen Hypokotylen die negativ phototropische Krümmung gut sichtbar; die Hypokotyle begannen von der Platte senkrecht weg zu wachsen. Unter den gleichen Bedingungen wurde der Versuch bis 11. V. fortgesetzt und an diesem Tage die in Fig. 5, Taf. I vorliegende photographische Aufnahme gemacht. Das Bild gibt eine Aufnahme

---

1) Vgl. die Fußnote S. 353.

der Platte im Profil. Die im allgemeinen ziemlich der Senkrechten nahe kommende Stellung der Hypokotyle, als Ausdruck ihres negativen Phototropismus, kommt gut zur Geltung[1]).

Nun sollte erst der Nachweis des negativen Geotropismus folgen. Die Platte, die schon zur photographischen Aufnahme von der Scheibe des Klinostaten abgelöst worden war, wurde in derselben Lage nun senkrecht stehen gelassen[2]). Der negative Geotropismus hätte nun eine Aufkrümmung der Hypokotyle bewirken sollen. Dieser Erfolg blieb aber nahezu völlig aus, weil offenbar der richtige Zeitpunkt zum geschilderten Vorgehen schon überschritten war. Nun waren die Keimlinge zumeist zu alt, nur einige wenige später zur Entwicklung gekommene reagierten noch. Das war schon am 14. V. bemerkbar; einer reagierte besonders gut und richtete das Hypokotyl, das vorher senkrecht von der Platte abstand, nach oben, so daß es nun parallel zur Platte stand. Ich ließ diesen Samen mit Keimling am 22. V. zeichnen (Fig. 7, Taf. II). Im übrigen machten die Hypokotyle leichte Krümmungen nach den verschiedenen Seiten, bald nach oben, bald nach unten, bald wieder seitwärts, es kamen die Nutationskrümmungen an diesen mit der Haftscheibe nicht befestigten Hypokotylen zum Ausdruck. Sie sind in der zweiten Profilaufnahme, die ich von der Kultur am 30. V. anfertigen ließ (Fig. 6, Taf. I), gut ersichtlich, wenn man sie mit Fig. 5, der Aufnahme vom 11. V. vergleicht. Auch ist in dieser Aufnahme der in Fig. 7, Taf. II gezeichnet wiedergegebene Keimling, der noch gut geotropisch reagiert hatte, unten sichtbar, so wie oben einer mit ähnlicher Reaktion.

Der im Versuch IV angewendete Vorgang läßt also — unter Verwertung der gewonnenen Erfahrung — bei Wiederholung einen exakten Nachweis des negativen Geotropismus erwarten. Tatsächlich ist er aber überflüssig, weil ihn schon die in der ersten Versuchsreihe angeführten einfachen Plattenversuche mit aller Klarheit erweisen.

---

1) Nur bei den Hypokotylen von vier Samen war die Reaktion weniger gut, was offenbar auf eine mechanische Hemmung durch den Schleim zurückzuführen ist. Die Hypokotyle blieben mehr minder im Schleime kleben.

2) Ein kurzer, runder Zylinder, oben und unten offen, wurde darüber gestellt und wehrte das Seitenlicht ab. Das Oberlicht hatte Zutritt, die geotrope Krümmung mußte entgegen demselben erfolgen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Hypokotyle der Mistelkeimlinge sind in den ersten 3—4 Wochen negativ phototropisch, in den folgenden etwa 2 Wochen negativ geotropisch reizbar; gelingt innerhalb dieser Zeiten die Befestigung mit der Haftscheibe an der Unterlage nicht, so führen sie noch Nutationskrümmungen aus.
2. Der negative Geotropismus des Hypokotyls, der fast durchgehend geleugnet wurde, kommt nicht oder zumeist wenig deutlich zur Äußerung, wenn in der Periode negativ phototropischer Empfindlichkeit die Haftscheibe sich an die Unterlage infolge ihrer rauhen Beschaffenheit anheften konnte insbesonders ist das bei horizontaler Unterlage der Fall.
3. Es läßt sich aber in sehr deutlicher Weise der negative Geotropismus nachweisen, wenn die Samen auf glatten Flächen zur Keimung ausgelegt werden. Eine Befestigung der Hypokotyle kann hier meist nicht erfolgen; nach dem Erlöschen der phototropischen Reizbarkeit kommt der negative Geotropismus an den freien Hypokotylen zur Geltung:
   a) an horizontal ausgelegten, gewöhnlichen Glasplatten wird schließlich die Mehrzahl der Hypokotyle dem Oberlichte zu aufgerichtet; einzelne werden, offenbar durch den zähen Schleim, mechanisch daran verhindert. An horizontalen Platten mit rauher Oberfläche unterbleibt die Aufrichtung des radikularen Hypokotylendes, weil der Phototropismus zur Befestigung mittels der Haftscheiben geführt hat;
   b) an vertikal aufgestellten, glatten Glasplatten findet, wenn die Austrittsrichtung der Hypokotyle beim Auslegen der Samen quer gerichtet wurde, teilweise eine Drehung — auch Verlagerung der Samen infolge Absinkens — statt. Doch ist auch hier die geotropische Reaktion meist deutlich erkennbar. An rauhen Platten (senkrecht stehend, Samen quer), an denen die Hypokotyle sich zu befestigen vermochten, tritt der negative Geotropismus sehr schön hervor. Die Hypokotyle zeigen

sich größtenteils in eine aus dem Zusammenwirken vom negativen Phototropismus und negativen Geotropismus resultierende Richtung eingestellt, doch überwiegt schließlich bei manchen die geotropische Reaktion;

c) auch auf glatten Holzbrettchen (horizontal oder vertikal gestellt) oder auf der horizontalen, glatten Oberfläche eines Gipsblockes kommt der negative Geotropismus bei vielen Hypokotylen der keimenden Samen zum Ausdruck. Rauhe Holzbrettchen eignen sich zum Nachweis des negativen Geotropismus weniger, da an ihnen der Phototropismus schon zur Befestigung der Hypokotyle mit der Haftscheibe führt. Auch eine zu flüssige Beschaffenheit des Mistelschleimes (wasserdurchtränkter Gipsblock als Unterlage), der eine zu geringe Fixierung der Samen an der Unterlage bewirkt, hindert ein gutes Hervortreten der negativ geotropischen Reaktion.

4. Versuche unter Anwendung des Klinostaten (Ausschluß der phototropen Reaktion bei Beleuchtung durch Vorderlicht und horizontal rotierender Platte, oder Ausschluß photo- und geotropischer Reaktion bei vertikal rotierender Platte und einfallendem Oberlichte) mißlingen, weil die den Samen zukommenden Lichtmengen zur Auslösung der Keimung und Erhaltung der Keimfähigkeit nicht genügen. Nur durch vorläufigen Ausschluß des Geotropismus (Samen auf der Hinterwand einer vertikal rotierenden, dem Vorderlichte ausgesetzten Glasplatte) und zunächst erzielte negativ phototrope Orientierung der Hypokotyle läßt sich, wenn die Platte noch vor dem Erlöschen der negativ geotropischen Empfindlichkeit vom Klinostaten abgenommen und vertikal gestellt wird, der negative Geotropismus durch nunmehr erfolgende Aufkrümmung der Hypokotyle nachweisen.

5. Die negativ geotropische Reizbarkeit ist für das Erreichen der Anheftung der Keimlinge an die Nährpflanzen ohne Zweifel von großer Bedeutung. In Fällen, wo dies durch den Phototropismus nicht erzielt wurde — insbesonders bei Samen, welche an der Unterseite von Ästen keimen —, kann der Geotropismus zur Befestigung führen.

6. Zwischen dem Hypokotyl und den jungen Jahresaustrieben der Mistel herrscht insofern Übereinstimmung, als ihnen geotropische Empfindlichkeit nur für kurze Zeit eigen ist.
7. Zur Auslösung der Keimung von Mistelsamen ist eine beträchtliche Lichtsumme nötig; zu geringe Lichtmengen verzögern merklich den Keimverlauf, ja sie verhindern bei gewissen Grenzen, und zwar noch bei relativ hoher Helligkeit, das Keimen gänzlich und führen auch zum Erlöschen des Keimvermögens.
8. Die Empfindlichkeit für die Lichtmengen ist eine beträchtliche.
   a) Eine Verzögerung des Keimverlaufes war bei Verwendung schwarzer gegenüber weißer Unterlage — bei sonst gleichen Lichtverhältnissen — stets nachweisbar.
   b) Pappestürze von 32 cm Höhe und 26 cm Durchmesser, **oben offen**, über die Kulturplatten gestülpt, hemmten bei Verwendung einer schwarzen Platte die Keimung überhaupt und führten zum Erlöschen des Keimvermögens, während bei Verwendung einer weißen Unterlage die Keimung nur sehr verzögert verlief.
   c) Bei einem Klinostatenversuch, mit auf senkrecht rotierender, dunkler Glasplatte ausgelegten Samen, verhinderte ein übergestülpter, quadratischer, **oben offener** Pappesturz (35 cm hoch, 38 cm Seitenlänge) die Keimung und führte zum Erlöschen des Keimvermögens.
   d) Der Unterschied in der Lage der Platten mit den ausgelegten Samen (Horizontal- oder Profilstellung) kommt im Keimungsverlauf immer deutlich zum Ausdruck.
   e) Das Ausscheiden des Vorderlichtes und Belassen des Oberlichtes allein kommt im Keimungsverlauf ebenfalls zum Ausdruck.
9. Die Lichtmenge, die zur Keimung nötig ist, scheint geringer zu sein, als die zur Ausführung der nega-

tiv phototropen Reaktion des Hypokotyls beanspruchte.

10. Bei künstlicher Beleuchtung mit 80 HK im Thermostaten, sonst aber günstigsten Keimungsbedingungen (Zimmertemperatur, Feuchtigkeit zwischen 70 bis 80 %), konnte keine Keimung der Mistelsamen erzielt werden. Diese Lichtstärke ist bei den großen Ansprüchen, welche die Mistelsamen dem Tageslichte gegenüber verraten, wohl zu gering.

Botanisches Institut der Universität Innsbruck
im August 1915.

Nachtrag.

(Gelegentlich der Korrektur im August 1916.)

Das über die Beziehungen zwischen Lichtbezug und Keimung der Mistelsamen hier Mitgeteilte ist inzwischen durch meine fortgesetzten Untersuchungen schon überholt. Man vergleiche meine Abhandlung „Über den Mangel einer durch innere Bedingungen bewirkten Ruheperiode bei den Samen der Mistel (*Viscum album* L.)“ in den Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Klasse, Abt. I, 125. Bd., 1916. Hier wurde nachgewiesen, daß unter optimalen Bedingungen (entsprechende Lichtintensität, hohe relative Luftfeuchtigkeit und zusagende Temperatur) die Keimung der Mistelsamen jederzeit in kurzer Frist (2—3 Tagen) erreicht werden kann. Weitere Untersuchungen und eine zusammenfassende Darstellung werden späterhin zur Veröffentlichung gelangen.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Mistelsamen mit Keimlingen auf gewöhnlicher, horizontal liegender Glasplatte; die Hypokotyle negativ geotropisch aufgerichtet. Text S. 325. Aufnahme schief von oben.

Fig. 2. Dieselbe Kultur im Profil aufgenommen.

Fig. 3. Keimende Mistelsamen auf gewöhnlicher, nahezu vertikal gestellter Glasplatte, bei Ober- und Vorderlicht. Die Samen waren nicht bestimmt orientiert. Die Hypokotyle zeigen negativ phototrope, aber auch negativ geotrope Reaktion. o = oben, u = unten, N = Norden. Text S. 325.

Fig. 4. Keimende Samen auf einem zylinderstutzförmigen Gipsblock. Oberlicht und Vorderlicht (durch Pfeil angedeutet). Negativ phototrope Reaktion der Hypokotyle. Dazu ist die spätere Aufnahme in Fig. 2, Taf. III zu vergleichen. Text S. 347.

Fig. 5. Profilaufnahme einer Glasplatte mit Mistelkeimen, die sich auf der Hinterseite der auf dem Klinostaten in vertikaler Lage rotierenden Glasplatte bei Vorderlicht (Einfall durch den Pfeil bezeichnet) entwickelt haben und die negativ phototrope Reaktion der Hypokotyle zeigen. Text S. 354.

Fig. 6. Dieselbe Kultur wie in Fig. 5, nachdem sie, vom Klinostaten abgenommen, in senkrechter Lage und bei Oberlicht (angedeutet durch Pfeil) vom 11. V. bis 30. V. gestanden hatte. Im allgemeinen zeigt der Vergleich mit Fig. 5, daß nur mehr Nutationskrümmungen von den Hypokotylen ausgeführt wurden, nur die jüngsten (so der unterste) reagierten noch negativ geotropisch.

Tafel II.

Fig. 1. Keimlinge aus Kultur I a, auf rauher, unterseits geschwärzter, horizontaler Glasplatte erwachsen. Die Hypokotyle durch den negativen Phototropismus zur Platte geführt und an ihrer rauhen Fläche mit der Haftscheibe haftend.

Fig. 2. Keimlinge aus Kultur I b, Parallelkultur zu I a, auf glatter, gewöhnlicher Glasplatte mit weißer Porzellanunterlage. Die Hypokotyle konnten sich nicht anheften und wurden nach dem Ausklingen der phototropen Empfindlichkeit durch den negativen Geotropismus aufgerichtet. Text S. 328.

Fig. 3. Ein Same mit zwei Keimlingen (aus der gleichen Kultur I b, von der Fig. 2 stammt) in aufeinander folgenden Zeiten *(a, b)* gezeichnet.

Fig. 4. Zeigt die Lageänderung, die der Same und das Hypokotyl eines Keimlings infolge Verlagerung der Platte um 90^0 vollführten. Es ist der in der Textfig. 3 vorletzte Same in der obersten Reihe. Seine Stellung vor der Verlagerung ist in der Textfigur gegeben und mit Fig. 4 der Taf. II zu vergleichen. o' = oben, solange die Platte die in Textfig. 3 gegebene vertikale Lage hatte, o = oben nach erfolgter Verlagerung. Text S. 338.

Fig. 5. Eine Auswahl von Samen, bei denen die Hypokotyle der Keimlinge eine sehr vollkommene negativ geotropische Reaktion vollzogen haben. Das Substrat war eine gewöhnliche, glatte Glasplatte, die nahezu senkrecht stand. Licht von oben und vorn (durch Pfeile angedeutet). Die Auslage der Samen erfolgte quer, mit der Austrittsstelle für die Hypokotyle gegen das Vorderlicht. Text S. 340.

Fig. 6. Zwei Samen mit Keimlingen aus einer Kultur auf horizontal liegendem Holzbrettchen; Licht von oben und vorn (mit Pfeil angedeutet). Text S. 344.

Fig. 7. Ein Keimling, dessen Hypokotyl zunächst auf rotierender Platte bei Vorderlicht senkrecht zur Platte gewachsen war, dann bei ruhender, vertikaler Platte infolge negativen Geotropismus sich parallel zur Platte nach oben (= *o*), dem einfallenden Lichte zu, gekrümmt hat. (Aus Aufnahme in Fig. 6, Taf. I.) Text S. 356.

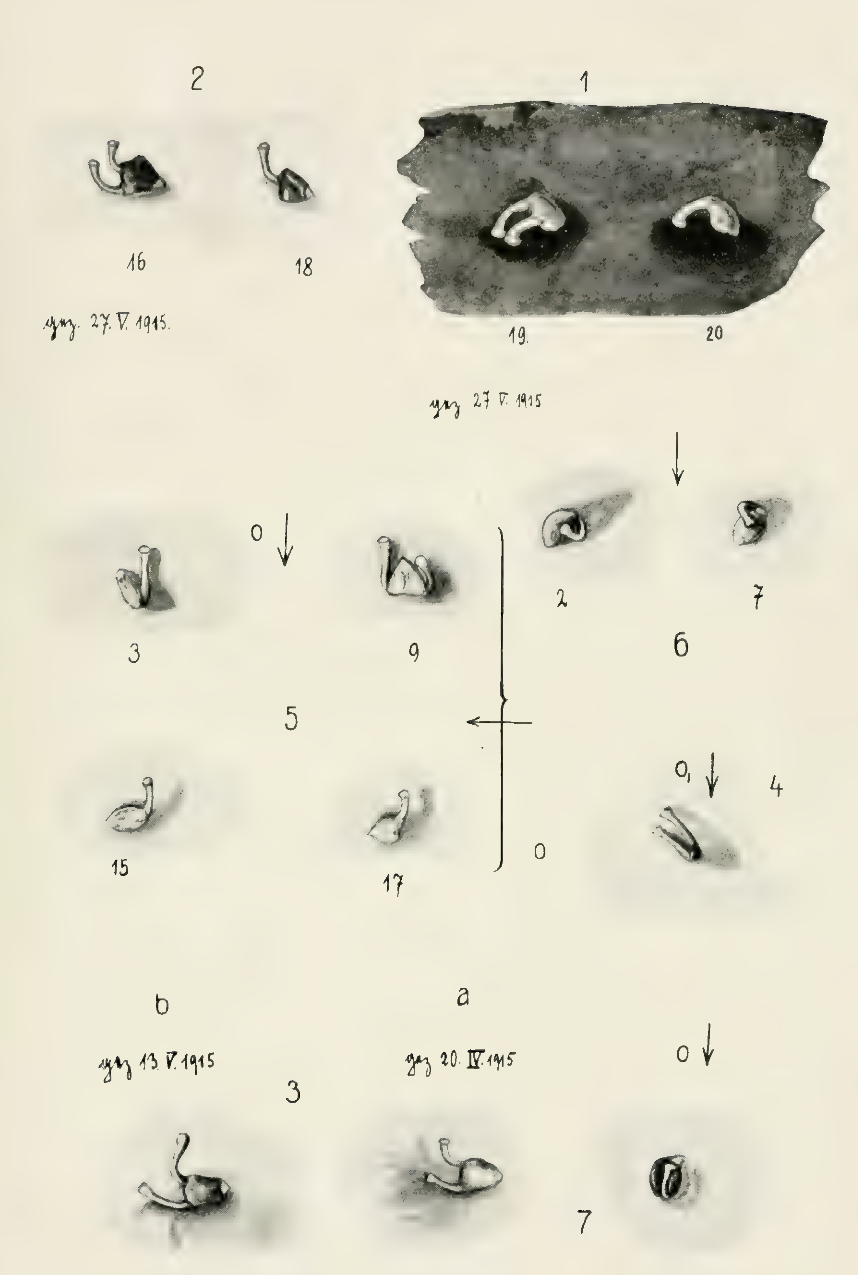
Tafel III.

Die Erklärung der Bilder auf Taf. III ist im Texte gegeben, da sie ursprünglich dort hätten aufgenommen werden sollen. Die störende Wirkung des Rasters, die leider bei allen Bildern beträchtlich ist, wäre bei den Figuren, die Taf. III bringt, so stark gewesen, daß ihre Wiedergabe auf einer Tafel vorgezogen wurde. Betreffend Fig. 1, vgl. S. 335, betreffend Fig. 2, S. 337.



Prof. Wagner und Dr. Seeger phot.



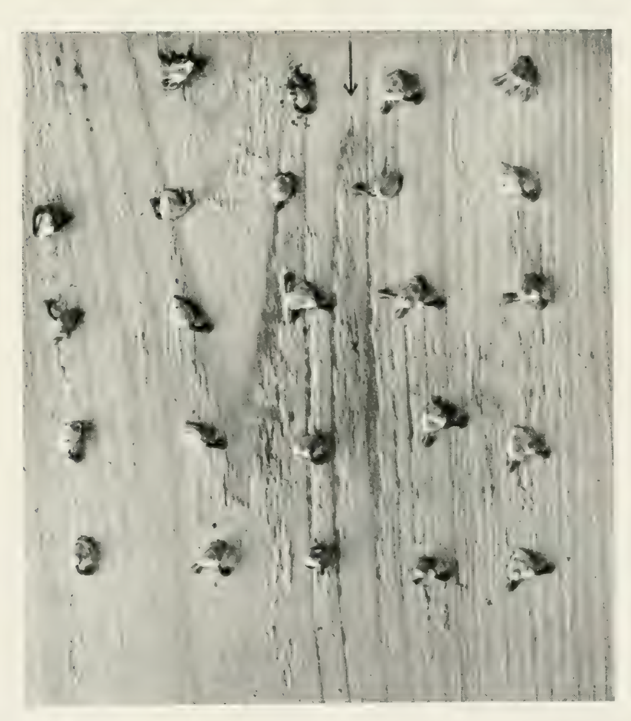


Paula Würtele gez.





Fig. 2.



Prof. Wagner phot. Fig. 1



Über die bisher als Amitosen gedeuteten Kernbilder von Tradescantia virginica.

Von

P. N. Schürhoff, Elberfeld.

Mit Tafel IV.

Die „Amitosen“, die sich in den Stengeln von *Tradescantia virginica* finden, sind als typische Vertreter von Amitosen bei den höheren Pflanzen seit langem anerkannt worden, so daß sie ihren Platz wohl in jedem Lehrbuch gefunden haben. Eine genauere Darstellung gibt Strasburger[1]) zuletzt noch in der Wiesner-Festschrift: „Ich habe *Tradescantia virginica* nunmehr von neuem, und zwar Anfang Juni, zu Beginn ihrer Blütezeit, im Zustande ihrer kräftigsten Lebensäußerung untersucht und trotzdem fehlten die Kerndurchschnürungen in ihr nicht. Sie ließen sich bis in die jüngsten Internodien hinein verfolgen, wenn auch ihre Zahl in den älteren Geweben größer war. Ich konnte sie auch in den Stengelknoten antreffen und sie zeichneten nicht etwa in ihrer Ausbildung benachteiligte, vielmehr besonders gut ernährte Zellen aus. Sie fehlten nur in der Epidermis und meistens auch in den hypodermalen Zellschichten. Das ganze innere Gewebe der von mir untersuchten Pflanzen war auffallend stärkereich; die Siebteile führten viel Eiweiß und diese kräftige Nahrungszufuhr mochte es sein, die eine gewisse Hypertrophie der Kerne veranlaßte. Letztere hielt sich übrigens in sehr bescheidenen Grenzen und bestand vornehmlich in einer Zunahme der Nukleolenzahl. War diese aber eingetreten, so neigte der Kern dazu, seine Teile um die einzelnen

---

1) Strasburger: Einiges über Characeen und Amitose. (Festschrift für Wiesner, Wien 1908.)

Nukleolen abzurunden und solchermaßen gelappte Formen anzunehmen. Unter Umständen schnitt eine Trennungslinie scharf in den Kernkörper von außen ein, sich in gleicher Entfernung von zwei Nukleolen haltend. Daß die gegeneinander sich abgrenzenden Teilstücke stets nur einen Nukleolus führen müßten, ist übrigens nicht notwendig. Die Einschnürung braucht auch nicht bis zur Trennung der Teilstücke fortzuschreiten; sie kann es aber tun und eine selbst ansehnlichere Zahl getrennter Kerne in derselben Zelle liefern."

Strasburger sucht in dem letzten Satz bereits dem Widerspruch auszuweichen, der darin liegt, daß man sehr viele Bilder von Amitosen, aber nur selten den Erfolg einer vollzogenen Amitose, nämlich mehrkernige Zellen findet. Dies war auch schon Zimmermann[1]) aufgefallen, der darüber folgendes schreibt: „Hervorheben möchte ich schließlich noch, daß in manchen von denjenigen Zellarten, in denen die direkte Kernteilung angenommen wird, die vermeintlichen Teilungsstadien ungemein häufig angetroffen werden, während doch meist nur sehr wenig Teilungen in denselben stattfinden. So beobachtete ich bei den Mitte Juni untersuchten Mark- und Rindenparenchymzellen der basalen Internodien von *Tradescantia virginica* fast ausschließlich in verschiedener Weise gelappte Kerne; nur ganz ausnahmsweise waren bereits 2 Kerne in einer Zelle enthalten. Auch in älteren Zellen der gleichen Pflanze beobachtet man nur selten mehr als 3 Kerne, obwohl dieselben häufig sogar ein fast traubenförmiges Aussehen haben, wie wenn eine Zerlegung in eine große Anzahl, bis gegen 10 Kerne stattfinden sollte. Man könnte nun allerdings zur Erklärung dieser Beobachtungen die Annahme machen, daß die direkte Kernteilung sich sehr langsam abspielt, wahrscheinlicher scheint es mir aber, daß die vermeintlichen Stadien der direkten Kernteilung überhaupt nicht alle wirkliche Teilungsstadien darstellen, daß vielmehr in den betreffenden Zellen der Kern fortwährenden Gestaltsveränderungen unterworfen ist, die nur selten zu einer wirklichen Teilung führen."

Wie ich im folgenden zeigen werde, ist die bisherige Annahme, daß es sich um Amitosen handele, durchaus falsch. Die Gründe, die mich dazu führten, das Auftreten von Amitosen bei *Tradescantia* in Zweifel zu ziehen, habe ich in meiner Veröffentlichung

1) Zimmermann: Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1896.

„Amitosen von Riesenkernen im Endosperm von *Ranunculus acer*“ [1]) bereits angedeutet. Vor allem führte mich dazu die Tatsache, daß auf Wundreiz hin selbst ältere Kerne sich zur mitotischen Teilung begeben und in den gleichen Gewebselementen, etwas weiter von der Wundstelle entfernt, „amitotische“ Bilder zu finden sind, wie ich dies bereits früher [2]) angegeben habe: „Es fanden sich oft Wundränder, in denen jeder zweite oder dritte Kern in Teilung war, und fand diese Teilung immer auf mitotische Weise statt, während zu gleicher Zeit im Gesichtsfelde etwas weiter von der Wundstelle weg amitotische Teilungen zu sehen waren . . . . . Überall ließ sich feststellen, daß die Teilungen im Wundperiderm von den normal entstandenen in keiner Weise abwichen. Auch fanden sich vielfach ältere Kerne, die in den langgestreckten Zellen ebenfalls eine gestreckte Form angenommen hatten, in mitotischer Teilung vor.“

Hierzu sei bemerkt, daß zur Zeit der letztgenannten Abhandlung noch an das relativ häufige Auftreten von Amitosen geglaubt wurde; besonders wurde diese Ansicht durch die Arbeiten Nathansohns [3]), v. Wasielewskis [4]) u. a. gefördert. Doch hat sich herausgestellt, daß fast alle früher als Amitosen gedeuteten Fälle als Kernverschmelzungen anzusehen sind, so daß wir bei jeder amitoseähnlichen Kernform genau zu prüfen haben, ob es sich nicht vielleicht um Kernverschmelzungen handelt. Jedenfalls kann man heute bei der relativen Seltenheit von Amitosen und dem häufigen Auftreten von Verschmelzungen derartige Bilder im Zweifelsfalle mit größerer Wahrscheinlichkeit als Verschmelzungen ansehen.

Ganz wesentlich zu unserer Kenntnis der Kernverschmelzungen tragen die Versuche bei, die durch Chloralisieren von Wurzelspitzen erlaubten, nicht nur einmalige Kernverschmelzungen hervorzurufen, sondern diesen Vorgang mehrere Male hintereinander eintreten zu lassen. Der bemerkenswerteste Erfolg, den wir von jeder Kernverschmelzung nachweisen können, besteht darin, daß das Verschmelzungsprodukt die Summe der Chromosomen der verschmol-

---

1) Schürhoff: Jahrb. f. wiss. Bot., 1915.

2) Schnürhoff: Das Verhalten des Kerns im Wundgewebe. (Beihefte z. bot. Zentralblatt, 1905.)

3) Nathansohn: Physiol. Unters. über amitotische Kernteilung. (Jahrb. f. wiss. Bot., 1900.)

4) v. Wasielewski: Theoretische u. exp. Beitr. z. Kenntnis der Amitose. (Jahrb. f. wiss. Bot., 1903.)

zenen Kerne enthält. Eine Kernverschmelzung greift anscheinend nicht sehr wesentlich in das sonstige Verhalten des Kernes ein, so daß das Verschmelzungsprodukt sich verhält wie ein normaler Kern, nur daß die Anzahl seiner Chromosomen entsprechend erhöht ist. So finden wir denn, daß auf eine Kernverschmelzung Kernteilungen in normaler Weise folgen, und gerade diese Kernteilungen sind deshalb so wichtig, weil sie uns gestatten, die Anzahl der Chromosomen festzustellen und somit andererseits aus einer übergroßen Anzahl von Chromosomen den Rückschluß auf eine vorherige Kernverschmelzung erlauben.

Kernverschmelzungen kommen im normalen Werdegang der höheren Pflanzen bei der Befruchtung des Eies und der „Befruchtung" des sekundären Embryosackkernes vor. Handelt es sich in ersterem Falle um eine Verschmelzung von zwei haploiden Kernen zu einem diploiden, so zeigt uns der zweite Fall die aufeinander folgende Verschmelzung dreier haploider Kerne zu einem triploiden. Infolgedessen finden wir bei den Angiospermen Kerne mit haploiden, diploiden und triploiden Chromosomenzahlen. Durch Chloralisieren von Wurzelspitzen bringt man zwei oder mehrere diploide Kerne zum Verschmelzen, so daß man didiploide, tridiploide usw. Kerne erhält. Diese Kerne behalten weiter die Eigenschaft, sich mitotisch zu teilen und Scheidewände anzulegen.

Němec[1]) nimmt auch die Möglichkeit einer Reduktionsteilung an, wodurch den Verschmelzungsprodukten die Möglichkeit gegeben würde, wieder die normale Anzahl der Chromosomen herzustellen. Dies wäre insofern von großer Wichtigkeit, als wir dann nicht mehr das Kennzeichen einer vorangegangenen Verschmelzung, nämlich die erhöhte Chromosomenzahl auffinden würden; doch ist hierbei zu bemerken, daß ein derartiger Regulationsvorgang viel seltener zu beobachten ist, als Mitosen mit erhöhten Chromosomenzahlen, so daß wir also doch in der übergroßen Mehrzahl der Fälle nach Kernverschmelzungen die erhöhte Chromosomenzahl finden werden.

Auch wird die Angabe Němecs von Strasburger[2]) bestritten. Ebenfalls nimmt Stomps[3]) keine Reduktionsteilung bei

---

1) Němec: Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin 1910.

2) Strasburger: Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLIV.

3) Stomps: Kernteilung und Synapsis bei *Spinacia oleracea* L. (Biol. Zentralblatt, 1911.)

syndiploiden Kernen an, sondern führt das Auftreten von diploiden Kernen nach syndiploiden darauf zurück, daß bei der Anaphase an einem Pol statt eines zwei neue Tochterkerne entstehen. Auf diese Weise würden natürlich mehrkernige Zellen entstehen.

Eine wesentliche Vorbedingung für das Zustandekommen von Kernverschmelzungen ist das Vorhandensein von zwei Kernen in einer Zelle. Nur in seltenen Ausnahmefällen finden Kernübertritte in die Nachbarzelle statt, wodurch diese zweikernig wird, z. B. bei apogamen Farnen[1]), sonst entsteht meistens die Zweikernigkeit durch eine Auflösung des Phragmoplasten, bevor es zu einer Anlage der Zellwand kommt, wie wir es in typischer Weise bei der Embryosackentwicklung der höheren Pflanzen kennen lernen. In gewissen Fällen kann jedoch die bereits gebildete Zellwand wieder gelöst werden, so z. B. bei den Tapetenzellen, wo auf diese Weise „Periplasmodien" gebildet werden (s. Tischler)[2]).

Im Anschluß hieran müssen wir noch auf die Behauptung von Shibata[3]) zurückkommen, daß in den Wurzelknöllchen von *Podocarpus* nach voraufgegangenen Amitosen der Kern in neue mitotische Teilungen eintreten könne: „Während sich die meisten dieser (auf amitotischem Wege entstandenen) Kerne ohne weiteres desorganisieren, trifft man oft in denselben Zellen ungemein hypertrophierte Kerne an, um welche sich dichte Plasmamassen ansammeln. Derartige Kerne gehen sofort zur Prophase über und vollziehen sodann die Teilung in indirekter Weise. Die hier stattfindende Karyokinese verläuft in üblicher Weise unter Ausbildung distinkter, langer Tochterchromosomen, deren Zahl ich mit Sicherheit als zwölf ermitteln konnte. Dennoch bleibt hierbei die Differenzierung der Spindelfasern aus; an deren Stelle sieht man die homogene, zum Teil vakuolige Kinoplasmamasse, die mit Gentianaviolett leichte Färbung annimmt. Ferner kommt die Zellplatte nie zur Ausbildung. Diese eben durch Karyokinese geteilten Kerne teilen jedoch das gleiche Schicksal mit ihren Schwesterkernen und eilen sogleich zur Degeneration in den kollabierenden Knöllchenzellen . . . . Die Karyokinese findet gerade in den Kernen statt,

---

1) Farmer a. Digby: Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. (Ann. of Bot., 1907.)

2) Tischler: Die Periplasmodiumbildung in den Antheren d. Commelinaceen usw. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LV.)

3) Shibata: Cyt. Studien über die endotrophen Mycorrhizen. (Jahrb. f. wiss. Bot., 1902.)

die, wie oben gezeigt, vorher durch wiederholte amitotische Teilung entstanden sind."

Strasburger[1]) nahm zuerst zur Erklärung dieser Beobachtung an, daß die Mitosen dem Verschmelzungsprodukt aller zuvor aus dem ursprünglichen Kern der Zelle amitotisch erzeugten Kerne entstammten; später[2]) kam er zu der Ansicht, daß die in Mitose innerhalb ausgewachsener Knöllchen angetroffenen Kerne sich zuvor überhaupt nicht amitotisch geteilt hätten.

Soviel steht jedenfalls fest, daß die in den Knöllchenzellen auftretenden Mitosen durch eine mangelhafte Ausbildung des Phragmoplasten gekennzeichnet sind und daß es bei diesen Teilungen nicht zur Anlage einer Zellplatte kommt. Da es sich bei den beobachteten Mitosen um Kerne mit der normalen diploiden Chromosomenzahl (Strasburger zählte 16 Chromosomen, während Shibata nur 12 angegeben hatte) handelt, so müssen wir annehmen, daß auch keine Kernverschmelzung vorangegangen ist, denn sonst müßten wir syndiploide Chromosomenzahlen finden.

Die normale Anzahl der Chromosomen zeigt ferner auch an, daß es sich nicht um vorausgegangene Amitosen handeln kann; denn dann müßte die Zahl der Chromosomen herabgesetzt sein, wie ich oben bereits ausgeführt habe. Denn man kann nicht annehmen, daß es im ruhenden Kern zu einer Längsspaltung und Trennung der Chromosomen käme, diese wäre aber Voraussetzung, wenn die späteren Mitosen wieder eine normale Chromosomenzahl aufweisen würden. Ich möchte daher annehmen, daß in den Knöllchenzellen von *Podocarpus* durch simultane Kernteilung unter Degeneration des Phragmoplasten sich mehrere Kerne in jeder Zelle bilden, die meist miteinander verschmelzen; diese Verschmelzungen sind wahrscheinlich bisher als Amitosen angesehen worden. Später, nachdem die Pilzverdauung vorüber ist, treten wieder derartige Mitosen auf, die von Kernen herrühren, die keine Verschmelzungsprodukte darstellen.

Jedenfalls ist die Tatsache, daß es bei *Podocarpus* zu einer Reduzierung des Phragmoplasten in den Knöllchenzellen kommt, sehr wichtig, weil dadurch die Vorbedingung zur Entstehung vielkerniger Zellen und damit auch zum Auftreten von Kernverschmelzungen gegeben ist.

---

1) Strasburger: Über die Individualität der Chromosomen usw. (Jahrb. f. wiss. Bot., 1907.)

2) Straßburger: Chromosomenzahlen usw. (Jahrb. f. wiss. Bot., 1908.)

Wenden wir uns nunmehr zu den Amitosen, so finden wir, daß sie durch die Unfähigkeit, neue Zellwände zu bilden, gekennzeichnet sind, so daß durch Amitosen stets vielkernige Zellen entstehen, wie wir diese bei den Internodialzellen der Characeen und bei den Amitosen der Riesenkerne im Endosperm von *Ranunculus acer* sehen. Wir wissen ferner, daß die amitotische Teilung den Kern seiner formativen Eigenschaften beraubt, so daß auf eine Amitose niemals eine Mitose mehr folgt und ebenso, wie bereits erwähnt, daß eine Amitose niemals von einer Zellteilung begleitet ist.

„Daß die Kerne die Sonderung ihrer Chromosomen bei der Teilung unterlassen, wenn ihre erbgleiche Halbierung nicht nötig ist, und daß sie sich dann amitotisch durchschnüren, daran sei auch an dieser Stelle wieder erinnert. Die Characeen lehren, daß eine solche Vermehrung der Kerne einsetzen kann in der Vollkraft ihrer Entwicklung. Bedingung ist nur, daß fortan solche Kerngenerationen auf eine ernährungsphysiologische Tätigkeit beschränkt bleiben, zur Auslösung spezifischer Bildungsvorgänge sind sie nicht mehr tauglich“ [1]).

Da wir annehmen müssen, daß bei Amitosen die einzelnen Chromosomen auf die Tochterkerne verteilt werden, ohne daß vorher durch eine Heraussonderung der Chromosomen und deren Längsspaltung eine Verdoppelung ihrer Anzahl eingetreten ist, so ergibt sich hieraus, daß durch Amitose aus einem Kern nur eine beschränkte Anzahl neuer Kerne hervorgehen kann; denn wir müssen annehmen, daß jedes Teilungsprodukt ein Chromosom nötig hat, um existenzfähig zu sein. Daß derartige Kernchen lebensfähig und imstande sind, sich völlig wie normale Kerne zu verhalten, ist aus den Teilungen der Pollenmutterzelle von *Hemerocallis fulva* [2]) und aus dem Auftreten von zahlreichen Karyomeren [3]) bekannt. Ein Kern mit der diploiden Chromosomenzahl 24 würde also auf amitotischem Wege höchstens 24 Kernchen ergeben, dabei ist es gleichgültig, ob durch eine Amitose der Bestand der einzelnen Chromosomen zu gleichen oder ungleichen Teilen auf die Tochterkerne verteilt wird. Wir sehen jedoch aus dieser Überlegung, daß aus einem Kern durch Amitose eine bedeutende Anzahl von

---

1) Strasburger: Chromosomenzahlen, a. a. O.

2) Juel: Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* usw. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX.)

3) Schürhoff: Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von *Hemerocallis fulva.* (Jahrb. f. wiss. Bot., 1913.)

Tochterkernen entstehen kann, wie wir dieses auch tatsächlich bei den Characeen finden.

Wie ich bereits dargetan habe, wurden meine Zweifel an der Echtheit der Amitosen im *Tradescantia*-Stengel in erster Linie dadurch hervorgerufen, daß ich in unmittelbarer Nähe des Wundgewebes sowohl Mitosen als „Amitosen“ auftreten sah. Es läßt sich aber nicht vereinigen, daß abwechselnd Mitosen und Amitosen in nebeneinander liegenden, gleichartigen Zellen auftreten; denn wir sind weit entfernt, eine derartige Gleichwertigkeit von Mitosen und Amitosen anzunehmen. Jedenfalls zeigt das Auftreten von Mitosen, daß es sich um Zellen handelt, die jederzeit wieder in den embryonalen Zustand zurückkehren können, während das Auftreten von Amitosen, wenn nicht als Degeneration, so doch als eine Verzichtleistung auf morphologische Aufgaben anzusehen ist.

Die Ansicht, daß es sich bei Amitosen stets um Vorgänge in alternden Zellen handele, ist in dieser Allgemeinheit nicht zutreffend[1]); denn die Internodialzellen von *Chara* zeigen während ihres Wachstums die bekannten Amitosen. Auch die Kerne anderer *Chara*-Zellen verändern ihr Aussehen entsprechend den Internodialzellen. „Die Änderung der Kernstruktur beruht in einer Verdichtung des Gerüstwerkes, der Steigerung seiner Tinktionsfähigkeit, einer Zunahme der Nukleolarsubstanz und Abnahme des Chromatins. Bei denjenigen Characeen-Kernen, welche die angegebene Änderung erfuhren, gelingt es nicht, sie rückgängig zu machen. Diese Kerne sind ein für allemal aus der mitotischen Teilungsfähigkeit getreten und zugleich mit ihnen büßen auch die Zellen, denen sie angehören, ihre Teilungsfähigkeit ein.“ Diejenigen Zellen der Characeen-Triebe, welche ihre ursprüngliche Kernstruktur behalten und damit die Fähigkeit zu Neubildungen besitzen, sind auf die Knoten beschränkt.

Um daher die Frage sicherzustellen, ob es sich bei *Tradescantia virginica* um Amitosen oder Kernverschmelzungen handelt, oder sonst eine Erklärung der „amitotischen“ Bilder zu finden, ist daher festzustellen, ob zweikernige Zellen aus normalen Mitosen durch Reduktion des Phragmoplasten entstehen und ob vielleicht einige Mitosen, die man durch Wundreiz bequem hervorrufen kann, erhöhte Chromosomenzahlen besitzen.

Wenn nach Amitosen noch Mitosen auftreten könnten, so

---

1) Strasburger: Einiges über Characeen und Amitose, a. a. O.

würden derartige Teilungsstadien eine häufig auf wenige Chromosomen reduzierte Spindel zeigen. Doch ist nach den bisherigen Erfahrungen die Hoffnung auf das Auftreten von Mitosen nach Amitosen bei höheren Pflanzen ganz aussichtslos, was bei unserem Material aufs neue bestätigt werden konnte.

Für den Gang der Untersuchung ist also wichtig, das Vorhandensein und die Herkunft zwei- oder mehrkerniger Zellen festzustellen und über das Verhalten der Chromosomenzahl Aufklärung zu schaffen.

Zu erwähnen ist noch, daß nach Nathansohn[1]) auch in den Staubfädenhaaren von *Tradescantia virginica* „gelegentlich amitotische Kernteilungsformen vorkommen und zwar in den basalen Zellen der Haare; sie entsprechen ihrem Aussehen nach denjenigen Formen, die man in den Parenchymzellen der Internodien beobachten kann". Durch Ätherisieren konnte die Anzahl derartiger Bilder bedeutend vermehrt werden und zwar traten diese dann auch in den Endzellen auf, die bekanntlich als Schulbeispiel für mitotische Teilungen dienen. Doch gelang es Nathansohn nicht, den gesamten Verlauf derartiger „Amitosen" zu verfolgen, ebenso konnte er nicht mit Sicherheit feststellen, ob diese Kernteilungen unter Umständen von Zellteilungen begleitet waren.

Die Abbildungen von Nathansohn lassen natürlich nicht erkennen, ob es sich um Amitosen oder Kernverschmelzungen handelt; doch dürfte ein Zweifel daran, daß durch das Ätherisieren Kernverschmelzungen veranlaßt werden, nicht mehr vorhanden sein, nachdem die ganz ähnlichen Abbildungen von v. Wasielewski nach Chloralisierung sich als Verschmelzungen herausgestellt haben, es z. B. durch Chloroformieren ebenfalls leicht gelingt, Kernverschmelzungen hervorzurufen.

Die Frage, ob unter normalen Umständen in vegetativen Pflanzenteilen Kernverschmelzungen und im Anschluß daran syndiploide Kerne auftreten können, ist bereits in bejahendem Sinne entschieden. Strasburger[2]) fand solche syndiploide Kerne in den Wurzelspitzen von *Pisum;* er möchte diese aber unter dem Eindruck der bekannten Chloralhydratversuche auf eine Schädigung des betreffenden Materials zurückführen. Doch haben sich in-

1) Nathansohn: Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung, a. a. O.

2) Strasburger: Chromosomenzahlen, a. a. O.

zwischen die Beobachtungen über syndiploide Kerne in Wurzelspitzen wesentlich gemehrt, so daß wir das Auftreten derartiger Kerne als einen häufigen und durchaus nicht abnormen Vorgang auffassen müssen. So beobachtete z. B. Stomps[1]) das Auftreten von Kernverschmelzungen und syndiploiden Kernplatten bei *Spinacia oleracea*, und besonders Němec[2]) beschreibt Kernverschmelzungen und syndiploide Kerne bei mehreren Pflanzen, z. B. *Dioscorea discolor* und im Plerom von Euphorbiaceen, wo ihr gelegentliches Auftreten schon von Smolák[3]) mitgeteilt war. Die Angaben von Němec über das Verhalten der Kerne in der Wurzelspitze von *Ricinus* sind für uns von besonderer Wichtigkeit. Zunächst stellte Němec fest, daß die mehrkernigen Zellen im Plerom auf mitotischem Wege entstehen; denn erstens ließen sich in den mehrkernigen Zellen alle Stadien der mitotischen Kernteilungsfiguren beobachten und zweitens kamen die Kerne in den meisten Zellen in geraden Zahlen vor, was insofern gut mit der Erscheinung übereinstimmt, daß in mehrkernigen Zellen alle Kerne immer simultan zur Karyokinese herantreten, wie wir es z. B. im Endosperm seit langem beobachten.

Die Vielkernigkeit kommt dadurch zustande, daß der Phragmoplast zwischen den mitotisch entstandenen Kernen keine Scheidewand mehr bildet; die Verbindungsspindel wird körnig und verschwindet ganz. Die Tochterkerne nähern sich einander und legen sich im Zentrum der Zelle dicht aneinander. In dieser Lagerung verharren sie bis zur nächstfolgenden Teilung. Dieser Vorgang wiederholt sich mehrmals, so daß man oft acht Kerne perlschnurartig aneinander liegend findet; später trennen sich die Kerne wieder voneinander und liegen diffus in der langgestreckten Zelle zerstreut. In verhältnismäßig wenig Fällen kam es bei *Ricinus* auch zu einer Kernverschmelzung, die an der erhöhten Chromosomenzahl der folgenden Mitose, sowie an der ungeraden Anzahl der Kerne nachzuweisen war, da natürlich durch simultane Kernteilung stets eine gerade Anzahl von Kernen gebildet wird.

Über weiteres Vorkommen von Kernverschmelzungen in den schnellwachsenden Sprossen von *Asparagus officinalis* wurde von

---

1) Stomps, a. a. O.

2) Němec, a. a. O.

3) Smolák: Über vielkernige Zellen bei einigen Euphorbiaceen. (Bull. int. de l'Acad. de Bohême, 1904.)

mir[1]) berichtet. In der nächsten Nähe des Vegetationspunktes ($^1/_2$ cm von der Spitze) erfahren die Zellen, die den jungen Gefäßbündeln anliegen, ein außerordentliches Wachstum und auch ihre Kerne nehmen in entsprechender Weise daran teil, so daß die intensiv färbbaren Riesenkerne dort sehr auffallen. Die Zellwände zwischen den Riesenzellen lösen sich z. T. auf und die großen Kerne verschmelzen miteinander, um jedoch bald (etwa 1—$1^1/_2$ cm von der Spitze) zu desorganisieren und anscheinend zur Ernährung der jungen Gefäßbündel zu dienen. Die einzelnen Bilder dieser Kernverschmelzungen ließen sich auch als Amitosen deuten, doch zeigt die Größenzunahme vom Vegetationspunkte aus, daß es sich um eine ständige Vergrößerung der embryonalen Zellen bezw. Kerne handelt und ebenso findet man die Kernverschmelzungen meistens dann, wenn die Riesenkerne kurz vor der Auflösung sind. Die betreffenden Zeichnungen erläutern diese Verhältnisse näher und lassen keinen Zweifel daran, daß es sich um Kernverschmelzungen handelt.

Ich gehe nun über zu meinen Untersuchungen an *Tradescantia virginica;* meine Beobachtungen erstreckten sich zuerst auf lebendes Material durch den Stengel von *Tradescantia virginica.* In dem Stengelteile etwa 1—2 cm unter dem Blütenstande beobachtete ich die Kerne, die z. T. einen lappigen Umriß zeigten; der Umriß der Kerne änderte sich fortwährend innerhalb einiger Stunden, doch sah ich keine Amitosen.

Zum Vergleich nahm ich auch Längsschnitte von Stengelteilen, die etwa 15—20 cm von dem Blütenstand entfernt waren; der Durchmesser dieser Stengelteile betrug 0,5—0,7 cm. Es waren dies also ältere Stengelteile, in denen, wenn Amitosen voraufgegangen waren, unbedingt vielkernige Zellen anzutreffen sein müßten. Ich fand jedoch nur einkernige Zellen, deren Kern im Durchmesser etwa $1^1/_2$ so groß war, wie in den Zellen unmittelbar unter dem Blütenstand. Auch hier ließ sich gut die ständige Veränderung des Umrisses verfolgen; doch zeigte sich während einiger Stunden Beobachtungszeit keine Andeutung, die auf eine in Aussicht stehende Teilung des Kerns hingewiesen hätte.

Ich möchte hier noch bemerken, daß sich nach meiner Ansicht an direkten Beobachtungen auch nicht die Entscheidung ge-

---

1) Schürhoff: Kernverschmelzungen in der Sproßspitze von *Asparagus officinalis.* (Flora, 1916.)

winnen läßt, ob es sich um Amitosen oder Kernverschmelzungen handelt. Denn durch die Verletzung wird ein baldiges Absterben der Kerne veranlaßt, und es ist klar, daß sich gerade in den Stadien, die für die Beurteilung von Wert wären, die Entwicklung des betreffenden Vorgangs in fortschreitender Richtung kaum finden lassen würde, denn die Kerne werden diese Entwicklung bald aufgeben und wahrscheinlich zur Rückbildung des Vorganges neigen, wie z. B. ein Kern in der Prophase der Mitose unter solchen Umständen nicht in die Mitose eintreten würde, sondern das Stadium des ruhenden Kerns wieder annehmen würde. Sollten also Kernverschmelzungen eben begonnen haben, so würde aller Voraussicht nach der Kern bestrebt sein, diesen Vorgang nach Möglichkeit wieder zurückzubilden und dann Bilder geben, die als Amitosen zu deuten wären; andererseits würden Kerne, die sich eben zur Amitose anschicken, durch eine Rückentwicklung zur Deutung von Kernverschmelzungen Anlaß geben.

Die Untersuchung des frischen Materials gab also als positives Ergebnis nur das Vorhandensein von einkernigen Zellen in den älteren Stengelteilen, während mehrkernige Zellen in diesen Teilen nicht anzutreffen waren.

Bei der Untersuchung der Teilungsstadien in der Nähe von Pseudoamitosen ließ sich an fixiertem, mit Mikrotom geschnittenem und mit Safranin-Wasserblau gefärbtem Material feststellen, daß die Zahl der Chromosomen nicht verdoppelt, aber auch nicht vermindert war, wie dies auch schon aus den Fig. 24 u. 26 meiner früheren Arbeit[1]) zu sehen ist. Die diploide Zahl der Chromosomen beträgt bei *Tradescantia virginica* 24[2]). Es ließ sich bei den Mitosen stets feststellen, daß die Anzahl der Chromosomen etwa 24 betrug; jedenfalls wären syndiploide Spindeln sicher aufgefallen. Es ergibt sich nun hieraus, daß die als Amitosen bezeichneten Bilder keine Kernverschmelzungen darstellen, obwohl diese Annahme sehr naheliegend gewesen wäre, da das Vorhandensein von Amitosen von vornherein sehr unwahrscheinlich war.

Ein besonderes Augenmerk richtete ich noch auf die Anaphasen der mitotischen Teilungen, ob sich vielleicht häufiger eine Degeneration des Phragmoplasten zeigen würde, die dann mehr-

1) Schürhoff: Das Verhalten des Kerns im Wundgewebe, a. a. O.

2) Strasburger: Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich. (Hist. Beitr., Heft 1, Jena 1888.)

kernige Zellen im Gefolge gehabt haben würde; es gelang mir aber nicht, eine derartige Degeneration aufzufinden; im Gegenteil fanden sich stets gut ausgebildete junge Zellwände, an deren Seiten noch die wohlgebildeten Spindelfasern sichtbar waren.

Vor allem möchte ich noch bemerken, daß ich mich niemals davon überzeugen konnte, daß Zellen mit mehreren Kernen bei *Tradescantia* aufzufinden waren; bei Schnitten durch einen Stengel von 0,5—0,6 cm Durchmesser fand ich z. B. jeden einzelnen Kern einer Parenchymzelle im Pseudoamitosenstadium, trotzdem war keine Zelle mit mehr als einem Kern aufzufinden. Dazu ist allerdings zu bemerken, daß es bei lebendem Material nicht zu entscheiden ist, ob mehrere Kerne einer einzigen Zelle angehören, dafür bedarf es eines sehr gut gefärbten Materials. Man findet aber bald, daß der Kern sich in diesen älteren, langgestreckten Zellen fast immer in der Mitte des Längsdurchmessers befindet, so daß man bei solchen Zellen, von denen nur eine Querwand sichtbar ist, mit größter Sicherheit die Lage der zweiten konstruieren kann.

Häufig habe ich bemerkt, daß die Kerne von zwei in der Längsrichtung nebeneinander liegenden Zellen an derselben Längswandung liegen, so daß ich schon versucht war zu glauben, es fände vielleicht ein Durchtritt von Kernen und spätere Kernverschmelzung statt; doch überzeugte ich mich bald, daß dieses in Wirklichkeit nicht der Fall ist.

Es können jedoch solche Bilder Veranlassung zu Täuschungen geben, wie Fig. 7, 18, 19, 28, Taf. IV sie darstellen; diese Bilder erwecken den Anschein, als ob zwei, bisweilen auch mehrere Kerne nach erfolgter Amitose nebeneinander lägen. In Wirklichkeit sind jedoch die Lappen durch ein dünnes Band miteinander verbunden, wie dies auf Fig. 6, 11, 25—28, Taf. IV zu sehen ist. Es kann jedoch der Fall eintreten, daß der Schnitt den Kern so geteilt hat, daß das Verbindungsstück in den einen Schnitt und der größte Teil der Lappen in den andern Schnitt gekommen ist, so daß man in solchen Fällen glauben möchte, eine soeben erfolgte Trennung des Kerns vor sich zu sehen. Ein Vergleich mit den vielen ähnlichen Stadien, bei denen die Kernbrücke noch erhalten ist, bezw. die Feststellung der Kernverbindung in dem anderen Schnitt gibt aber bald über die wirkliche Bedeutung des Bildes Auskunft.

Wenn ich nun in Erwägung ziehe, daß ich bei meinen Untersuchungen Gelegenheit hatte, mehrere Tausende von Pseudo-

amitosen zu beobachten, dagegen kein einziges Mal in einer Zelle mehrere Kerne feststellen konnte, so ergibt sich hieraus der zwingende Schluß, daß diese Kernbilder mit einer Teilung des Kernes nichts zu tun haben.

Ich will also die Gründe, die gegen die bisherige Annahme sprechen, daß die Kernbilder im Stengel von *Tradescantia virginica* Amitosen darstellen sollen, kurz wiederholen:

1. In nebeneinander liegenden Zellen kommen regelmäßig Mitosen und Pseudoamitosen vor; es erscheint ausgeschlossen, daß Amitosen und Mitosen so gleichwertig sind, daß sie regelmäßig miteinander abwechseln können.
2. Im Wundperiderm teilen sich die Kerne mitotisch, dies setzt voraus, daß keine amitotische Teilung des Kerns vorausgegangen ist, obgleich sich in der nächsten Umgebung zahlreiche Bilder von Pseudoamitosen zeigen.
3. Trotz mehrerer Tausend beobachteter Pseudoamitosen fand sich keine Zelle mit mehreren Kernen; es ergibt sich hieraus, daß die gefundenen Kernbilder keine Vorbereitungen zu Kernteilungen darstellen, da wir sonst für den Verlauf einer Amitose eine so außerordentlich lange Zeit annehmen müßten, daß während der Zeit der Existenz der einzelnen Pflanze nur wenige Amitosen zu Ende geführt würden. Da durch Amitose aber keine Zellwände gebildet werden, müßten durch Amitose unbedingt vielkernige Zellen entstehen.

Gegen die Annahme, daß die Pseudoamitosen Kernverschmelzungen darstellen, sprechen folgende Gründe:

1. Es müßten sich vor der Kernverschmelzung mehrkernige Zellen gebildet haben, diese waren aber niemals aufzufinden.
2. Das Entstehen von vielkernigen Zellen würde eine Desorganisation des Phragmoplasten oder nachträgliche Auflösung der Zellwand bedingen. Da die Kernverschmelzungen schnell verlaufen, hätten bei der großen Anzahl von Pseudoamitosen diese Stadien in Masse gefunden werden müssen. Es ließ sich jedoch stets eine völlige Ausbildung des Phragmoplasten mit nachfolgender Zellwandbildung beobachten; Auflösung der Zellwände wurde hingegen nicht beobachtet.


1a
1b
1c
1d
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33.



3. Bei Auftreten von Kernverschmelzungen hätten syndiploide Chromosomenzahlen zur Wahrnehmung gelangen müssen. Die Teilungsfiguren wiesen jedoch stets normale diploide Chromosomenzahlen auf.

Wir sind also berechtigt, den Schluß zu ziehen, daß die bisher als Amitosen gedeuteten Kernbilder im Stengel von *Tradescantia virginica* keine Amitosen darstellen, sondern nur der Ausdruck einer amöboiden Bewegung des Kerns sind.

Figuren-Erklärung.

Tafel IV.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Tradescantia virginica* und sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat bei 750facher Vergrößerung gezeichnet. Fig. 1*a* bis 1*d* sind nach lebendem Material entworfen, die übrigen Zeichnungen sind nach gefärbten Mikrotomschnitten von 7,5 μ Dicke angefertigt.

Fig. 1*a* bis 1*d*. Kern aus dem Längsschnitt eines Stengelteils, 2 cm unter der Blüte; die einzelnen Stadien sind nach Verlauf von je einer halben Stunde nach dem Leben gezeichnet.

Fig. 2—5. Verhältnismäßig junge Kerne, bei denen die Formveränderung noch nicht weit vorgeschritten ist.

Fig. 6—28 zeigen die verschiedensten Arten der Gestaltsveränderung des Kerns; sehr häufig findet man hantelförmige Kerne, deren Kugeln nur durch eine schmale Kernbrücke verbunden sind, solche Kerne sehen „von oben“ gesehen aus wie Fig. 7, 18, 19 und 20, während sie „von der Seite“ Bilder geben wie Fig. 11, 25—28. Manche Kerne sehen aus, als würden sie in mehrere Teile zerfallen, z. B. Fig. 15 u. 16 in drei, Fig. 12 in fünf. Die Anzahl der Kernkörperchen für die einzelnen „Abschnürungen“ ist nicht feststehend.

Fig. 29—32 zeigen Kerne, die eine bedeutende Längsstreckung darstellen.

Fig. 33 gibt einen älteren Kern wieder, der verhältnismäßig regelmäßige Umrisse zeigt.

Fig. 17 zeigt uns endlich eine Mitose und in nächster Nachbarschaft eine Pseudoamitose; zu beachten ist ferner auch der langgestreckte Kern links von der Mitose, solche langgestreckte Kerne sind in den jungen Gefäßen regelmäßig vorhanden und auch die Mitosen in diesen Zellen nehmen eine derartige gestreckte Form an.

Zur Frage des Laubfalls bei den einheimischen Eichenarten und der Buche.

Von

Georg Lakon.

In einer kürzlich in dieser Zeitschrift erschienenen Arbeit über den Nadelfall der Koniferen[1]) geht F. W. Neger mit wenigen Worten auch auf die Frage des Laubfalls bei den Eichen und der Buche ein. Dabei stellt er sich dem äußeren Anschein nach nur zu einer von mir früher veröffentlichten Arbeit in Widerspruch; in Wirklichkeit bedeuten aber seine Ausführungen eine Zurückweisung allgemein vertretener Ansichten. Aus diesem letzteren Grunde verdient diese Stellungsnahme F. W. Negers allgemeineres Interesse. Leider sind diese kurzen und beiläufig gemachten Bemerkungen F. W. Negers — wie eine von mir vorgenommene Nachprüfung ergab — im höchsten Grade geeignet, statt der erwünschten Klärung eine bedenkliche Trübung der Frage herbeizuführen. In der vorliegenden Arbeit will ich, von den Negerschen Bemerkungen ausgehend, diesem speziellen Falle aus dem Gebiete der Laubfallsfrage auf den Grund gehen.

Um späteren, unnötigen Wiederholungen aus dem Wege zu gehen, will ich von vornherein die Stelle der Negerschen Arbeit, welche die uns interessierende Frage des Laubfalls der Eichen und der Buche behandelt, zitieren. Dieselbe befindet sich in einem mit „Allgemeine Betrachtungen über die Ursachen des Blattfalls überhaupt" betitelten Abschnitt und lautet (S. 611—612) folgendermaßen:

„Der oben erwähnte Treiblaubfall der Eiche, Buche, Hainbuche wird namentlich an Heckenpflanzen und geschneitelten

---

1) F. W. Neger und J. Fuchs, Untersuchungen über den Nadelfall der Koniferen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LV, 1915, S. 608 ff.

Bäumen beobachtet, d. h. dann, wenn die Blätter verhältnismäßig spät zur Entwicklung kommen. Nach Dingler (1905) ist das physiologische Alter eines Blattes maßgebend für den Zeitpunkt des Abfalls. Spät gebildetes Laub kann durch Frühfröste überrascht werden, ehe das normale Alter erreicht ist, und wird dann am Abfall gehindert, trotzdem die Trennungsschicht schon ausgebildet ist[1]).

1) Lakon (1915) sucht das Hängenbleiben der Blätter von Eiche, Buche usw. im Winter so zu erklären, daß die spätentwickelten (physiologisch jungen) Blätter vom Frost überrascht werden, ehe noch eine Trennungsschicht gebildet worden ist, und deshalb nicht abfallen können. Offenbar hat Lakon bei seiner Beobachtung unterlassen, die Blätter auf die Anwesenheit einer Trennungsschicht hin zu untersuchen.

Im Januar 1915 wurden Zweige von Buche und Eiche, deren Blätter noch fest saßen, ins warme Zimmer gebracht, und zwar wurde die eine Hälfte (jeder Art) trocken gehalten, während die übrigen mit der Schnittfläche ins Wasser eintauchten. Eine Trennungsschicht war an allen in normaler Weise ausgebildet. Nach ca. 2 Monaten trat Blattfall ein (bei Buche früher als bei Eiche), aber nur an jenen Zweigen, welche in Wasser tauchten; die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß jetzt unter der Trennungszone eine Korkschicht entstanden war, durch welche erst der Blattfall eingeleitet wurde. Offenbar stand die Bildung dieser Korkschicht mit dem beginnenden Treiben in Beziehung und insofern ist der Abfall der überwinterten Blätter von Buche, Eiche usw. im Frühjahr ein echter Treiblaubfall.

Andererseits scheinen diese Tatsachen darauf hinzuweisen, daß für das Zustandekommen des Blattfalles im Herbst außer der Anwesenheit einer Trennungsschicht noch andere — uns zunächst unbekannte — Bedingungen verwirklicht sein müssen, vielleicht wie Dingler meint, ein gewisses Lebensalter, was dann allerdings, entgegen der Ansicht von Klebs, dafür spräche, daß innere (vererbte) Anlagen die Periodizität mit bestimmen." N.

Zunächst möchte ich bemerken, daß die obige Darstellung den Anschein erweckt, als ob die in dem Satz „spät gebildetes Laub .... trotzdem die Trennungsschicht ausgebildet ist" enthaltene Ansicht, daß das Hängenbleiben des vertrockneten Laubes trotz der schon ausgebildeten Trennungsschicht erfolgt, in der von Dingler im Jahre 1905[2]) erschienenen Arbeit vertreten wäre. Dies ist indessen nicht der Fall, denn Dingler sagt in der betreffenden Arbeit ausdrücklich (S. 464): „Die anatomischen Vorgänge in den Blattstielen wurden dabei nicht besonders verfolgt, weil dies für die Fragestellung nicht von Belang war." Die obige Annahme von dem Vorhandensein der Trennungsschicht bildet demnach die persönliche Ansicht von F. W. Neger. Dies geht auch aus den in

2) Versuche und Gedanken zum herbstlichen Laubfall. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 23, 1905, S. 463—475.

der Anmerkung[1]) enthaltenen Ausführungen hervor, wo der Versuch gemacht wird, Belege gegen die Annahme von dem Fehlen der Trennungsschicht zu bringen. Damit stellt sich Neger keinesfalls allein zu meiner Ansicht in Widerspruch, sondern auch zu längst festgestellten und heute allgemein anerkannten Tatsachen. Bevor ich in die Beweisführung für meine Behauptung übergehe, will ich noch erwähnen, daß Neger keinesfalls meine im Jahre 1914 erschienene Originalarbeit[2]), sondern eine unter anderem auch die Hauptergebnisse jener Arbeit kurz wiedergebende, im Jahre 1915 erschienene Abhandlung[3]) vor Augen hatte.

In meiner soeben zitierten Arbeit (1914, S. 163) komme ich nach kurzen Erörterungen zum folgenden Schluß: „Die absteibenden und vertrocknenden Blätter von jungen Individuen oder von Wasserreisern fallen deswegen nicht ab, weil sie noch ohne Trennungsschicht versehen waren, als sie vom Tode ereilt wurden. Sie befanden sich sozusagen noch in jugendlichem Zustand, als der plötzliche äußere schädliche Einfluß auf sie wirkte; sie zeigen also dasselbe Verhalten, wie die schon erwähnten jugendlichen Zweige, wenn sie im Sommer abgebrochen werden." Diesen Sachverhalt machte ich dann zum Ausgangspunkt meiner Erörterungen in der Behandlung der Frage nach den Ursachen dieses abnormen Verharrens der Blätter in sozusagen jugendlichem Zustande im Herbst, einer Frage, welche das eigentliche Thema meiner Arbeit bildete. Daß ich diese Grundlage meiner Ausführungen nicht näher zu beweisen suchte, liegt nicht in dem etwaigen Mangel an eigenen Beobachtungen, wie F. W. Neger meint, sondern in dem Umstand, daß ich dieselbe nicht für neu, sondern für längst bekannt und allgemein akzeptiert hielt. So schreibt Büsgen in seinem bekannten Buche über die Waldbäume[4]) (S. 151): „Bei Buchen und Eichen kann sie (nämlich die Trennungsschicht) auch bereits vertrocknen-

1) Da diese in der Arbeit von Neger und Fuchs enthaltene Anmerkung mit „N." versehen ist, nehme ich an, daß die darin enthaltenen Ausführungen die Ansichten nur des einen der Autoren wiedergeben.

2) Über einige Abweichungen im herbstlichen Laubfall und ihre Natur. Biol. Zentralbl., Bd. 34, 1914, S. 161—170.

3) Die Frage der jährlichen Periodizität der Pflanzen im Lichte der neuesten Forschung. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw., Bd. 13, 1915, S. 85—101. Die uns hier beschäftigende Frage wird auf S. 93—96 kurz besprochen.

4) Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena 1897.

den Blättern noch fehlen und wenn vor ihrer Entstehung Tod der Blätter durch Frost eintritt, so bildet sie sich überhaupt nicht aus und die Blätter bleiben hängen, um am Baum allmählich zu verwesen, soweit sie nicht gewaltsam abgerissen werden." In seiner neueren mustergültigen Monographie der Kupuliferen[1]) sagt Büsgen von der Buche (S. 56): „Die Blätter bleiben nicht selten, namentlich im Unterholz, den ganzen Winter über und länger hängen, weil die Bildung der Trennungsschicht ausgeblieben ist." Und von den Eichen (S. 108): „Die Bildung der Trennungsschicht kann ausbleiben, namentlich wenn vorzeitiger Frost die Blätter tötet. Sie zersetzen sich dann langsam am Baume selbst, oder ihr Fall wird durch eine Erneuerung der gleichwohl im ersten Jahre gebildeten Vernarbungsschicht im Frühling des zweiten Jahres hervorgerufen " Auch W. Magnus hat in einer kurz vor meiner Abhandlung erschienenen Arbeit[2]) diesen Standpunkt ohne jegliche Einschränkung zum Ausgangspunkt seiner Ausführungen gemacht. So sagt er auf S. 314: „Wir dürfen annehmen, daß in ganz ähnlicher Weise bei den Eichen und Buchen im Herbst die klimatischen Faktoren, die normalerweise den Reiz zur Ausbildung einer Trennungsschicht liefern, unter bestimmten Umständen keine genügende Stärke erreichen, sei es, daß bei jugendlichen, sehr gut ernährten oder nicht stark transpirierenden Pflanzen oder unteren Zweigen die Blätter früher vertrocknen resp. die Bäume in einen Ruhezustand eintreten, ehe die Trennungsschicht ausgebildet wurde, sei es, daß, wie besonders bei der Eiche, häufig überhaupt die notwendige individuelle Disposition mangelt. — Die Disposition dieser Bäume, auf klimatische Reize im Herbst durch Laubfall zu reagieren, ist also noch am stärksten bei der Buche ausgebildet, wo die Trennungsschicht bei allen alten Bäumen in Wirksamkeit tritt, am geringsten bei den individuellen Variationen der Eiche, wo sie auch bei alten Bäumen fehlen kann"[3]). Schließlich möchte ich erwähnen, daß schon Hugo v. Mohl[4]) ähnliche Erfahrungen machte, denn er sagt (S. 12), daß die Trennungsschicht „bei den

---

1) In: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Von v. Kirchner, Loew, Schroeter. Bd. II, 1. Abt. (1911, 1913).

2) Der physiologische Atavismus unserer Eichen und Buche. Biol. Zentralbl., Bd. 33, 1913, S. 309—337.

3) Die Sperrung der einzelnen Stellen wurde von mir vorgenommen.

4) Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Bot. Ztg., Bd. 18, 1860, S. 1—7 und 9—17.

beinahe völlig vertrockneten Blättern von *Fagus silvatica* und verschiedenen Arten von *Quercus* noch in der zweiten Hälfte des Oktobers völlig fehlte oder nur in den ersten schwachen Spuren angedeutet war“.

Die angeführten Stellen zeigen zur Genüge, daß die in meiner Arbeit angenommene und von F. W. Neger beanstandete Ansicht von dem Fehlen der Trennungsschicht bei den am Baume hängen bleibenden Blättern der Eichen und der Buche keine von mir allein verteidigte, sondern eine allgemein vertretene Auffassung darstellt. Jetzt erhebt sich die Frage, ob diese Auffassung nicht dennoch auf einem Irrtum beruht, dem alle Autoren bisher zum Opfer gefallen sind. Durch die bestimmten Angaben Negers wurde ich in meinem Glauben etwas erschüttert, weil ich die Verhältnisse des Blattstieles erstens als genügend bekannt nicht so eingehend und dann zu einer anderen Zeit als Neger, nämlich nicht im Januar, sondern im Oktober und November untersucht hatte. Es schien mir daher unter allen Umständen angezeigt, den Zustand des Blattgelenkes einer näheren Prüfung im Januar zu unterziehen. Das konnte ich sofort tun, da es gerade Mitte Januar (1916) war, als ich zum ersten Male Kenntnis von der Arbeit von Neger und Fuchs erhielt.

Die von mir untersuchten Blattstiele der Eiche und der Buche zeigten indessen auch im Januar keine Trennungsschicht. Um Zufälligkeiten auszuschließen, untersuchte ich eine größere Anzahl von aus verschiedenen Individuen entnommenen Blättern. Bei der zeitraubenden Arbeit der Herstellung und genauen Durchmusterung der Schnitte wurde ich von Herrn Dr. Losch, Assistent am Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Hohenheim, in dankenswerter Weise unterstützt. In keinem einzigen Falle konnte eine ausgebildete Trennungsschicht festgestellt werden. In einigen Fällen, besonders häufig bei der Eiche, bildet das Gewebe des Blattstielwulstes zwischen dem vertrockneten, braunen Blattstielgewebe und dem frischen Rindengewebe eine ziemlich regelmäßig verlaufende, hellere Zone, die bei flüchtiger Beobachtung den Anschein einer Trennungsschicht erwecken könnte; die genaue Prüfung ergab indessen stets das Fehlen der für die Trennungsschicht charakteristischen Merkmale, so daß auch in diesen Fällen von einer vollkommen ausgebildeten, normalen Trennungsschicht keine Rede sein konnte. In vielen Fällen war übrigens das gebräunte Gewebe des vertrockneten Blattstieles

derart scharf abgesetzt, daß die Schnitte bei makroskopischer oder Lupenbeobachtung den Eindruck einer Trennungsschicht erweckten, obwohl eine solche stets fehlte. Wir haben hier mit den charakteristischen Vernarbungserscheinungen zu tun. Wie aus den (auf S. 381 zitierten) Angaben Büsgens hervorgeht, wird bei den Eichen schon im ersten Jahre eine Vernarbungsschicht gebildet, durch deren Erneuerung im Frühling des zweiten Jahres der Abfall der vertrockneten Blätter ermöglicht wird.

Außer der Eiche und der Rotbuche habe ich in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Losch auch die daraufhin bisher nicht untersuchten Hainbuchenblätter *(Carpinus Betulus)* geprüft. Auch bei diesen konnte die Abwesenheit einer Trennungsschicht festgestellt werden.

Diese Untersuchungen bestätigen somit die allgemein anerkannte und auch von mir vertretene Ansicht von dem Fehlen einer Trennungsschicht bei den nicht abfallenden Blättern der Eiche und Buche. Wie F. W. Neger bei den von ihm untersuchten Zweigen eine Trennungsschicht und zwar eine „in normaler Weise gebildete" feststellen konnte, entzieht sich meiner Kenntnis. Die Angaben Negers erwecken überhaupt starke Bedenken. Denn die von ihm untersuchten Zweige der Eiche und der Buche sollen nicht nur mit einer Trennungsschicht versehen sein, sondern beim späteren Abstoßen der Blätter unter der Trennungsschicht eine Korkschicht gebildet haben, „durch welche erst der Blattfall eingeleitet wurde"! Das ist aber für Eichen und Buchen ein höchst sonderbares Verhalten; denn es ist allgemein bekannt, daß diese Baumarten zu denjenigen Holzgewächsen gehören, bei welchen nach den klassischen Untersuchungen Hugo v. Mohls (a. a. O., S. 9) vor und während des Blattfalls eine Korkschicht vollkommen fehlt. Gerade aus der Tatsache, daß es solche Holzgewächse gibt, bei welchen die Korkschicht erst nach dem Abstoßen der Blätter gebildet wird, zog Hugo v. Mohl den Schluß, daß die Ansicht Schachts von der allgemeinen und wesentlichen Bedeutung der Korkschicht beim Laubfall nicht zutreffend sein kann. Diese Auffassung ist heute die allein herrschende[1]). Auch Neger sagt an einer, 3 Seiten später befindlichen Stelle (S. 615), daß H. v. Mohl die „Unrichtigkeit" der älteren, von Schacht und Th. Hartig vertretenen Ansicht nachgewiesen habe, und fügt

---

1) Vgl. z. B. Pfeffer, Pflanzenphysiologie (2. Aufl.), II. Bd., S. 277.

noch hinzu: „1879 bestätigte Bretfeld die Ausführungen H. v. Mohls; er erkannte, daß die Korkbildung nicht die primäre, sondern eine für den Blattlösungsvorgang selbst unwesentliche sekundäre Erscheinung ist.“ Es ist mir daher durchaus unverständlich, wie F. W. Neger dazu kommt, zu behaupten, daß ausgerechnet bei diesen Baumarten, die allgemein als Schulbeispiele zugunsten der von ihm akzeptierten Theorie H. v. Mohls angesehen werden, „eine Korkschicht entstanden war, durch welche erst der Blattfall eingeleitet wurde“. Die Verhältnisse der Korkbildung bei der Eiche und der Buche sind auch durch spätere Untersuchungen (z. B. von Staby, 1886), welche im wesentlichen die ersten Beobachtungen Mohls vollkommen bestätigten, genau ermittelt worden und hinlänglich bekannt. Ich will mich hier darauf beschränken, das zu zitieren, was Büsgen in seiner schon oben erwähnten neuen Behandlung der Kupuliferen sagt. Von der Buche heißt es dort (S. 56): „Die Bildung des Periderms, welches die Blattnarbe verschließen soll, beginnt unmittelbar nach dem Abfall und ist im Dezember beendigt, unterbleibt aber auch manchmal ganz (Staby)“. Von der Eiche schreibt Büsgen (S. 108): „Kurz vor und nach dem Blattfall füllen sich die Gefäße des Blattstiels mit Thyllen und sogenanntem Gummi. Nach dem Abfall trocknet das bloßgelegte Parenchym unter Braunfärbung ein und so bleibt die Narbe zwei Winter hindurch; dann erst zeigt sich rege Peridermbildung. Nach Tison (1900) entsteht vom ersten Jahre an nach dem Abfall an der Narbe eine lignosuberose Lamelle, der während des zweiten eine Korkschicht sich anschließt.“ Auch Magnus hebt in seiner oben zitierten Arbeit (S. 314) diese eigenartigen Verhältnisse bei den Eichen und der Buche hervor. Seine Besprechung der Verhältnisse der Bildung der Korkschicht bei *Quercus pedunculata* und *sessiliflora* schließt er mit folgenden Worten: „Das ist der einzige Fall, bei dem so ungewöhnlich lange die Gefäße nur durch Gummi verschlossen sind und die Korkbildung so spät auftritt.“

Auf Grund der obigen Ausführungen muß ich auch die Schlußfolgerung Negers, „daß für das Zustandekommen des Blattfalles im Herbst außer der Anwesenheit einer Trennungsschicht noch andere Bedingungen verwirklicht sein müssen“, entschieden ablehnen. Die Bedingungen, welche den Laubfall herbeiführen, sind in der Weise wirksam, daß sie die Bildung der Trennungsschicht veranlassen. Hat die Trennungsschicht infolge der Einwirkung der hierzu notwendigen Bedingungen ihre endgültige Vollendung

erreicht, so muß der Laubfall unter allen Umständen erfolgen. Das physiologische Alter Dinglers begünstigt nicht etwa unabhängig von der Trennungsschicht den Laubfall, sondern es ist sozusagen die Vorbedingung für die Ausbildung der Trennungsschicht selbst. Das physiologische Alter möchte ich etwa folgendermaßen definieren, nämlich „als die Gesamtheit der durch den Einfluß der äußeren Bedingungen hergestellten 'inneren Bedingungen', welche die Bildung der Trennungsschicht herbeiführen". Dies kann am besten an folgendem Beispiel illustriert werden: Der Abfall der Blätter erfolgt bekanntlich bei den Langtrieben von *Populus* regelmäßig von unten nach oben, und zwar deswegen, weil sozusagen das physiologische Altern der Blätter von unten nach oben fortschreitet, womit auch das zuerst bei den unteren Blättern auftretende Vergilben übereinstimmt. Das physiologische Altern geht aber gerade mit der Ausbildung der Trennungsschicht Hand in Hand, wie schon Hugo v. Mohl feststellte. Er sagt nämlich (a. a. O., 1860, S. 10): „Über die wahre Ursache des Abfallens der unteren und des Festsitzens der oberen Blätter konnte dagegen gar kein Zweifel stattfinden, denn eine Vergleichung des Blattstielwulstes der oberen festsitzenden und der unteren abfallenden Blätter zeigte, daß der Unterschied zwischen dem Baue des Gelenkes dieser Blätter darin bestand, daß bei den oberen die Trennungslinie kaum angedeutet, bei den unteren dagegen vollkommen ausgebildet war." Das physiologische Alter der Blätter, welches mit der Ausbildung der Trennungsschicht Hand in Hand geht, ist aber zeitlich nicht unter allen Umständen genau vorbestimmt, sondern es wird durch die von der Außenwelt abhängigen inneren Bedingungen beeinflußt; denn Dingler (a. a. O., 1905, S. 475) konnte das Leben der unteren Blätter durch Wegnahme der oberen Blätter und Knospen über die „normale" Lebensdauer hinaus verlängern. Daß diese später abfallenden Blätter auch entsprechend später zur Bildung der Trennungsschicht schreiten, scheint mir nach den obigen Ausführungen, insbesondere der zitierten Versuche Hugo v. Mohls unzweifelhaft. Es hat übrigens den Anschein, als ob Neger das „physiologische Alter" mit der „normalen" Lebensdauer identifiziere, denn er spricht an den angeführten Stellen immer vom „spät gebildeten Laub". Diese Ansicht ist indessen, wie aus den obigen Erörterungen hervorgeht, unhaltbar. So sagt z. B. Dingler an einer anderen Stelle[1]):

1) Über das herbstliche Absterben des Laubes von *Carpinus Betulus* an geschneidelten Bäumen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 24, 1906, S. 17—22.) S. 21—22.

„Sehr interessant ist die Einwirkung des Schneidelns und Köpfens der Bäume auf das Verhalten des Laubes im Jahre nach dem Operationsjahr. Es läßt sich nämlich sehr deutlich die Wirkung des relativ vergrößerten Wurzelsystems und der verminderten Augenzahl auf die Größe und bis zu einem gewissen Grade auch auf die Langlebigkeit der Blätter noch im zweiten Jahre beobachten, wie ich schon 1901 für *Populus fastigiata* gefunden hatte. Auch *Carpinus Betulus* verhält sich ähnlich, ebenso die meisten anderen Arten, mit denen experimentiert wurde." Das physiologische Alter ist eben, wie ich schon bei einer anderen Gelegenheit betont habe[2]), nicht unter allen Umständen zeitlich genau bestimmt, sondern es hängt von den jeweiligen Lebensbedingungen ab. Die Schlußfolgerungen Negers zugunsten der Annahme einer inneren Periodizität sind daher ebenfalls hinfällig.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß es sich beim Hängenbleiben der Blätter bei jungen Individuen oder Hecken keinesfalls um „spät gebildetes Laub" handelt, wie Neger annimmt. Dingler spricht zwar davon, daß das Hängenbleiben der Blätter der Eichen und der Buche mit einem späten Treiben der betreffenden Individuen zusammenfällt (a. a. O., 1905, S. 475), doch können dies die Beobachtungen von Magnus sowie meine eigenen nicht bestätigen. Magnus sagt (a. a. O., 1913, S. 312): „Auch der angebliche weitere Unterschied, daß die im Herbst das Laub abwerfenden Bäume 2—3 Wochen früher, wie die laubbehaltenden, das neue Laub entfalten, worauf Dingler hinweist, ist keinesfalls durchgreifend. Es läßt sich auch das Umgekehrte beobachten. Auch die im Johannistrieb im Juli gebildeten Blätter sind nicht besonders zum Hängenbleiben prädestiniert." In meiner Arbeit ist überhaupt nicht die Rede davon, daß die hängenbleibenden Blätter als spät entwickelt anzusehen sind. Ich möchte dies um so mehr betonen, als die Darstellung Negers an der schon zitierten Stelle geeignet ist, den Anschein zu erwecken, als ob ich die hängenbleibenden Blätter der Eiche und Buche als „spät entwickelt" ansehe. Hätte Neger meine Originalarbeit selbst gelesen, so hätte er gesehen, daß dies nicht der Fall ist.

Hohenheim, Botan. Institut, im Februar 1916.

---

1) Lakon, Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. (Biol. Zentralbl., Bd. 35, 1915, S. 401—471.) S. 441, Anm. 18.

Zur Kenntnis des Verhaltens von Bakterien im Gewebe der Pflanzen.

Von

Erich Berthold.

Mit 3 Textfiguren.

Einleitung.

Fassen wir die Bakterien in ihrem Verhältnis zur höheren Pflanze ins Auge, so ergeben sich äußerst vielseitige Beziehungen. Im Hinblick auf ihre hohe Bedeutung für die Umsetzung des Organischen in der Natur sei zunächst ihres Verhaltens gegenüber dem abgestorbenen pflanzlichen Organismus gedacht. Ist eine Pflanze zugrunde gegangen, so sind in gewissen Phasen der Zersetzung Bakterien hervorragend und notwendig am Werke, die Stoffkomplexe, die im Entwicklungsgang der Pflanze gebildet wurden, wieder in einfache, dem Aufbau neuen Lebens dienende Stoffe zu spalten. Wir sehen sie dabei ihre Tätigkeit unter den verschiedensten Außenbedingungen entfalten; überall dort, wo organische Substanz im Verfall begriffen ist, werden neben anderen heterotrophen Organismen, wie Pilzen, auch Bakterien anzutreffen sein, und wohl alle Stoffe organischer Natur, die Gerüst und Inhalt pflanzlichen Gewebes ausmachen, sind der Organismenwirkung zugänglich. Nicht nur bietet der tote Zellinhalt geeigneten Nährboden, sondern es werden auch Zellwandstoffe von gewissen Bakterien angegriffen; es sei an die Zellulosevergärer erinnert.

Kommt nun den Bakterien eine bedeutungsvolle Rolle bei der Zersetzung abgestorbener Organismen und damit für die Erhaltung des Gleichgewichts des Organischen in der Natur zu, so bietet auch ihr Verhältnis zur lebenden Pflanze ein wechselvolles Bild.

Vorbemerkung: Den Literaturhinweisen im Text sind die betreffenden Nummern des Literaturverzeichnisses beigefügt.

Einerseits ist es ein Kampfverhältnis, wie es uns in den Pflanzenkrankheiten bakterieller Natur entgegentritt, andererseits sind es Lebensgemeinschaften gewisser Mikroorganismen mit höheren Pflanzen, die zur Aufdeckung interessanter Wechselbeziehungen zwischen den Organismen geführt haben. — Die in ihrer Zahl noch ständig wachsenden pflanzlichen Bakteriosen zeigen, daß der pflanzliche Organismus, gleich dem tierischen, verderblicher Bakterienwirkung anheimfallen kann, daß gewisse, mit besonderen Fähigkeiten gerüstete Bakterien im pflanzlichen Gewebe die besten Lebensbedingungen anzutreffen scheinen. Die Lebensgemeinschaften gewisser Bakterien mit höheren Pflanzen — es sei hier nur die Symbiose der Knöllchenbakterien mit den Leguminosen erwähnt — offenbaren die Möglichkeit eines mehr oder minder ausgeglichenen Zusammenlebens. Alle bisher bekannt gewordenen Fälle dieser Symbiosen haben erkennen lassen, daß bei solchem „Vorkommen“ von Bakterien im Gewebe zugleich sehr verwickelte Beziehungen zwischen Mikroorganismen und dem Lebensgetriebe der Pflanze zu bestehen pflegen (vgl. Vouk, Lebensgemeinschaften, Lit. 41).

Als ein bedeutungsvolles Moment im Verhältnis der Bakterien zur lebenden Pflanze kann die aus dem Studium pflanzlicher Bakteriosen hervorgegangene Tatsache betrachtet werden, daß neben der von Wunden ausgehenden Infektion in vielen Fällen auch eine Besiedelung des Gewebes derart erfolgt, daß die Bakterien durch die natürlichen Öffnungen des Pflanzenkörpers eindringen. Die Möglichkeit dieses Infektionsmodus mußte, als nähere Untersuchungen noch nicht vorlagen und das aggressive Verhalten von Bakterien gegenüber der lebenden Pflanzenzelle nur für vereinzelte Fälle bekannt war, zunächst begründetem Zweifel vornehmlich im Hinblick darauf begegnen, daß den Bakterien in den Atemhöhlen und Interzellularen nur äußerst reduzierte Lebensbedingungen geboten zu sein schienen (vgl. A. Fischer, 13, S. 277).

Vielen phytopathogenen Bakterien muß aber heute die Fähigkeit zuerkannt werden, ihren Weg durch Spaltöffnungen, Wasserspalten, Lenticellen in das Pflanzeninnere zu nehmen (Smith, 34, S. 54 ff.), und es erhebt sich hier die Frage, ob normalerweise auch harmlose Bakterien in die Pflanze einwandern, und im engen Anschluß hieran, ob das Innere der Pflanze frei von Bakterien ist. Die Außenflächen der Pflanze stehen ja jederzeit und in allen Teilen mit Bakterien in Berührung; die Wurzel ist von den zahllosen Bodenbakterien umgeben, auf den oberirdischen Teilen können

sich die durch Luftströmung oder Wasser herbeigeführten Bakterien ansiedeln, und wir müssen nach Untersuchungen von Burri (5) und Düggeli (10) annehmen, daß auf der Oberfläche der Pflanzen sich eine Bakterienvegetation abspielt, die im wesentlichen ihren Ursprung darin nimmt, daß gewisse epiphytische Bakterien von der Samenschale aus die Epidermis des Keimlings besiedeln und sich dann dauernd auf der Pflanze aufhalten. Da der Pflanzenkörper nun gegen die Außenwelt nicht absolut verschlossen ist, sondern das innere Gewebe durch Spaltöffnungen und Lenticellen in direkter Verbindung mit der Atmosphäre steht, so scheinen einem Einwandern von Bakterien Hindernisse mechanischer Natur nicht entgegenzustehen. Eine vielseitig gestützte Annahme besagt, daß normalerweise das Innere der Pflanze steril ist. Es ist dabei noch nicht entschieden, ob die natürlichen Öffnungen und die Interzellularräume für Bakterien im allgemeinen unwegsam sein werden oder ob, wenn Eindringen erfolgt, die Bakterien in den Hohlräumen des Gewebes vielleicht bald zugrunde gehen. Die parasitisch lebenden Bakterien nehmen nun insofern eine Sonderstellung ein, als sie nach dem Einwandern nicht auf die Interzellularräume beschränkt bleiben, sondern durch Zerstörung des Gewebes sich weitere Bedingungen zur Vermehrung und Ausbreitung schaffen, eine Fähigkeit, die den saprophytischen Bakterien im allgemeinen abgeht; doch gelangen die auf der Pflanzenoberfläche lebenden Bakterien trotz anscheinend sehr mangelhaften Substrates zu erstaunlicher Vermehrung, wie wir aus den von Burri und Düggeli konstatierten hohen Keimzahlen schließen müssen. Es wird die Existenzmöglichkeit von Bakterien auch in den Hohlräumen der Pflanze nicht von vornherein als ausgeschlossen betrachtet werden können.

Kann das lebende Gewebe für die Ernährung von Bakterien, die zum Angriff auf die Zelle nicht befähigt sind, nicht in Betracht kommen, so finden sich doch in den Pflanzen auch ausgedehnte Partien toter Zellen vor, wie im abgestorbenen Holz und im Mark, und es ergeben sich hier Fragen der Art, ob z. B. das Splint- und Kernholz — mit dem System der Leitbahnen als ausgedehnten Hohlräumen — völlig sterile Gewebekomplexe darstellen, und ob der aufsteigende Saftstrom eine keimfreie Flüssigkeit ist. Die Holzgewächse sind in dieser Hinsicht noch nicht untersucht worden, und es erscheint eine nähere Prüfung zugleich als Ergänzung der für die krautigen Gewächse bisher gemachten Annahme erforderlich.

Ferner ist noch nicht festgestellt worden, ob und wieweit Bakterien mit dem aufsteigenden Wasser in den Gefäßen verschleppt werden können, wenn ihnen der Zugang durch eine Schnittfläche eröffnet ist.

Wenn wir weiter beobachten, wie selten ein Baum einen unverletzten Holzkörper aufweist, wie durch oft geringfügige Verletzungen holzzerstörenden Pilzen das Vordingen in das Holz ermöglicht wird, so drängt sich die Frage auf, ob Bakterien von Wunden aus das Holz besiedeln, ob sie mit dem Mycel der Pilze vordringen und den Pilz bei seinem Zerstörungswerk begleiten.

Offenbar liegen hier einige Probleme vor, die einer experimentellen Untersuchung noch entbehren.

War für die vorliegende Arbeit die Aufgabe gestellt, zu ermitteln, ob sich in Splint- oder Kernholz von Holzpflanzen Bakterien oder Pilze vorfinden, und wie weit Keime dieser Organismen mit dem von einer Schnittfläche aufgenommenen Wasser eindringen, so erschienen zur Ergänzung und Umkleidung dieser Fragen einige weitere Untersuchungen angebracht. Diese erstreckten sich zunächst auf krautige Pflanzen, einerseits mit dem Ziele, die Annahme von der Keimfreiheit des Gewebes einer sorgfältigen Nachprüfung zu unterziehen, andererseits um für weitere Untersuchungen die nötige Übung und Sicherheit zu erlangen. Ferner erschien es im Zusammenhang mit beiden Fragen von Interesse, zu beobachten, inwieweit das lebende Gewebe — auch das der Holzgewächse — überhaupt als Aufenthaltsort für Bakterien in Betracht kommen kann, und wie letztere sich daher bei künstlicher Einführung in das Gewebe verhalten, ob sie ausreichende Lebensbedingungen vorfinden, sich lange lebend erhalten oder, vielleicht infolge Einwirkung seitens der Pflanze, bald zugrunde gehen.

Nach den hiermit angedeuteten Richtungslinien gliedert sich die folgende Darstellung in 3 Abschnitte: Im 1. Abschnitt sind Versuche mitgeteilt, in denen krautiges Pflanzengewebe sowie Splint- und Kernholz auf ihre Sterilität hin untersucht werden; es wird im speziellen der Frage näher getreten, ob in pilzkrankem, zersetztem Holz sich Bakterien vorfinden. Durch die Versuche des 2. Abschnittes ist ermittelt worden, wie weit Bakterien und Pilzsporen mit dem von einer Schnittfläche aufgenommenen Wasser in Zweige von Holzpflanzen eindringen. In den Versuchen des 3. Abschnittes wurden verschiedene Bakterien in das Gewebe von Kraut- und Holzpflanzen injiziert und ihre Lebensdauer festgestellt. Nebenher laufen einige Versuche, in denen Bakterien mit isoliertem,

lebendem Pflanzengewebe zusammengebracht werden und ihr Verhalten sowohl dem lebenden wie dem mit Alkali oder mit Säure behandelten Gewebe gegenüber beobachtet wird. —

Über die in Frage kommende Literatur wird eingangs der Abschnitte kurz berichtet, und eine Übersicht über die Ergebnisse aus eigenen Versuchen ist jedem Abschnitt nachgestellt.

I.

Ist das Gewebe krautiger Pflanzen und der Holzgewächse normalerweise als keimfrei zu betrachten, und sind in pilzkrankem und zersetztem Holz Bakterien anzutreffen?

Einleitende Literaturübersicht.

Die zahlreichen, bisher angestellten Untersuchungen über das Vorkommen von Bakterien im normalen Pflanzengewebe erscheinen durch verschiedenartige Probleme angeregt. So wird in ihnen neben der Hauptfrage die Möglichkeit des Eindringens von Bakterien in die Pflanzen erörtert, wobei oft medizinisch-hygienische Gesichtspunkte obwalten; einen wesentlichen Teil dieser Literatur nehmen ferner Untersuchungen von Pflanzensamen ein, vielfach vorgenommen im Hinblick auf Fragen nach der Beteiligung von Bakterien an den Keimungsvorgängen. — Im allgemeinen ist festgestellt worden, daß gesundes Pflanzengewebe keine Bakterien beherbergt, jedoch ist dabei im wesentlichen nur das Gewebe krautiger Pflanzen berücksichtigt worden.

Einige Arbeiten aus dieser Literatur sollen kurz überblickt werden [1]).

Die Annahme, daß der gesunde pflanzliche Organismus den Bakterien verschlossen und sein Inneres als frei von Mikroorganismen zu betrachten ist, geht auf Pasteur (1876) zurück. Er stellte fest (30, S. 55), daß der Saft der Weinbeere, unter aseptischen Kautelen in Kulturflüssigkeit gebracht, keine Mikrobenentwicklung verursacht, und daß die Erreger der Gärung von der Außenfläche der Beeren stammen.

1) Vollständiges, chronologisch geordnetes Literaturreferat findet sich bei Smith, 34, S. 23 ff.

Einige weitere Arbeiten verzeichnen im Anschluß an Pasteur Ergebnisse im gleichen Sinne: so die Untersuchungen von Laurent (25) und von Fernbach (12), die sich auf Knollen, Keimpflanzen, krautiges Gewebe oberirdischer Pflanzenteile erstrecken. Es liegen auch Untersuchungen vor, deren Ergebnis auf das Vorkommen von Bakterien im gesunden Gewebe zu schließen veranlaßten; sie haben aber meist einer genauen Nachprüfung nicht Stand gehalten. Glaubte z. B. Galippe (15) nachgewiesen zu haben, daß die zahlreichen Dungbakterien des Bodens in Gemüsepflanzen übergehen könnten — seine Kulturen mit Gewebestücken aus Kartoffeln, Rüben, Karotten usw. waren in überwiegender Anzahl infiziert —, so führten später Untersuchungen von Fernbach (12) zu dem Resultat, daß von 555 Kulturen mit Gewebestücken aus Pflanzen der gleichen Art, wie sie Galippe benutzt hatte, nur 6,3 % infiziert waren. Damit war die gewagte Annahme Galippes widerlegt. Die zu einem geringen Prozentsatz auftretenden getrübten Kulturen werden mit Recht der oft unvermeidlichen, während Vornahme der Versuche eingetretenen Infektion zugeschrieben. — Smith (34, S. 26) gibt an, einige Male Bakterien in fleischigen Wurzeln vorgefunden zu haben. Die Wurzeln waren nicht frisch der Erde entnommen, aber sonst als normal anzusehen gewesen. Er meint, daß wahrscheinlich das Gefäßsystem der Wurzeln häufig Bakterien enthalte. Im Anschluß hieran kann ein Versuch von Laurent (24) erwähnt werden. Unter aseptischen Außenbedingungen überführte er den Saft, der aus den Stümpfen von 11 Weinstöcken tropfte, in Gefäße mit sterilisierter Nährbouillon, und nur eines der 11 Gläser zeigte darauf Bakterienentwicklung. — Russell (33) fand, daß Bakterien im gesunden Pflanzengewebe nicht vorhanden sind; dasselbe Resultat erzielte Zinsser (44), der außerdem nachweist, daß die oberirdischen Teile und auch die Samen der mit Knöllchen behafteten Leguminosen frei von knöllchenerzeugenden Bakterien sind.

In enger Beziehung zur Frage nach dem Vorkommen von Bakterien in gesunden Pflanzen stehen auch die Untersuchungen, aus denen sich ergeben hat, daß Keimung und Entwicklung der Pflanze ohne Mitwirken von Bakterien vor sich gehen können; nach Chamberland (7) sind Erbsen, direkt der Hülse entnommen, frei von Bakterien und keimen in sterilem Medium aus, und Kochs (20) konnte die Frage: Gibt es ein Zellenleben ohne Mikroorganismen? dahin beantworten, daß die Pflanze ohne Gegenwart von Bakterien zu existieren vermag. Es gelang ihm, aus äußerlich

sterilisierten Samen normal entwickelte Pflanzen in keimfreiem Raume aufzuziehen. Diese Pflanzen zeigten sich außerdem sehr widerstandsfähig gegen Verfall.

Es mögen hier noch einige Beobachtungen aus neuerer Zeit angeführt werden, die, wenn auch im Zusammenhang mit anderen Problemen gewonnen, doch geeignet erscheinen, unsere Frage von neuem aufzurollen. So gibt Peklo (31, S. 484) an, in Schnitten von normalen, unbeschädigten Zuckerrüben viele Bakterien, anscheinend Saprophyten, nachgewiesen zu haben, die sich in den lebenden Zellen im Innern der Wurzel aufhalten sollen. Ferner erhielt Störmer (35) auf Nähragarplatten, die mit Spänen aus dem Holz von Kirschbäumen belegt waren, in vielen Fällen Bakterienvegetation. Nach Störmer soll überhaupt jede von ihm untersuchte Pflanze mit einer „endogenen Bakterienflora" besiedelt gewesen sein (35, S. 138). —

Im folgenden habe ich nun krautige Gewächse und darauf Splint- und Kernholz einiger Holzgewächse einer sorgfältigen Prüfung daraufhin unterzogen, ob in ihnen Bakterien oder andere Mikroorganismen normalerweise anzutreffen sind. Hieran anschließend, erschien es im Hinblick auf die allgemeine Verbreitung von Erkrankungen des Holzes von Interesse, zu ermitteln, ob sich in pilzkranken Holzgewächsen Bakterien vorfinden. Wie in den meisten der eben besprochenen Arbeiten wird auch hier das Gewebe auf die Weise untersucht, daß einzelne Partikel aus dem Innern eines Pflanzenteiles unter aseptischen Vorsichtsmaßregeln in ein für die Entwicklung von Bakterien und Pilzen geeignetes Nährsubstrat überführt werden.

Eine nähere Charakterisierung etwa vorzufindender Bakterien oder Pilze erschien für das Prinzipielle unserer Frage nicht von Bedeutung; es wurde von vornherein darauf verzichtet. —

Allgemeines über die Methodik.

Zur Innehaltung der sterilen Außenbedingungen bei dem Isolieren von Gewebepartikeln ist auf peinlich sauberes Arbeiten größte Sorgfalt zu verwenden. Vorversuche zeigen, daß die Resultate wesentlich von der aufgewandten Mühe und erreichten Übung abhängig sind, und so müssen die ersten Versuche trotz Beachtung aller Fehlerquellen, die hier außerordentlich störend auftreten, als Übungsversuche betrachtet werden und sind bis zu einer gewissen

Sicherheit im Umgang mit den verschiedenen Objekten fortzusetzen. Daß dies nicht immer genügend berücksichtigt worden ist, lassen die anscheinend zu früh gefällten Urteile in einigen Arbeiten der eben zitierten Literatur vermuten; es wäre verfehlt, aus einem Versuch, der etwa zu 50 % infizierte Kulturen liefert, ein bindendes Resultat nach dieser oder jener Richtung hin konstruieren zu wollen, und selbstverständlich könnte auf ein Vorkommen von Bakterien im Gewebe erst dann mit Sicherheit geschlossen werden, wenn ein gewisser, vielleicht überwiegender Prozentsatz infizierter Kulturen bei wiederholten Bemühungen wiederkehrt.

Handelte es sich um dicke, fleischige Pflanzenteile, wie etwa um eine Mohrrübe, so verfuhr ich folgendermaßen: nach sorgfältiger Reinigung des Objektes mit Wasser und Seife und Abspülen in Sublimat $^{1}/_{1000}$ und in sterilisiertem Wasser wurden im sogenannten Hansenschen Kasten[1]) mit sterilen Messern die äußeren Schichten der Rübe entfernt, darauf wurde unter Verwendung weiterer steriler Messer aus dem Gewebe eine Säule geschnitten, von der dann mit steriler Pinzette einzelne Stückchen abgebrochen und in Erlenmeyerkölbchen, die sterilisiertes Leitungswasser bezw. Nährbouillon enthielten, gebracht werden konnten. Die besten Resultate wurden erreicht, wenn es gelang, die Pflanzenteile zu zerbrechen und von der Bruchfläche kleine Gewebestücken abzuspalten. Diese Methode erwies sich auch für die später verwandten Wurzeln, Rhizome und Stengel als vorteilhaft; beim Zerschneiden der Objekte besteht immer die Gefahr, daß Oberflächenbakterien, die sich trotz sorgfältiger Desinfizierung nicht vollständig entfernen lassen, in das innere Gewebe verschleppt werden. Auf Einzelerfahrungen wird an betreffender Stelle hinzuweisen sein.

Die Skalpelle und Pinzetten wurden vorher in einem kupfernen Kasten bei 160° C trockener Hitze sterilisiert; reichten die Instrumente während eines Versuches nicht aus, so konnten sie in der Flamme eines bereitstehenden Bunsenbrenners aufs neue sterilisiet

---

1) Ein allseitig geschlossener Kasten mit Glaswänden, in den man nach Einbringen der zum Versuch nötigen Kulturgefäße und Instrumente Wasserdampf einströmen läßt. Der an den Wänden sich niederschlagende Wasserdampf führt die Bakterien und Pilzsporen der Luft mit sich. Der somit keimfrei gemachte Luftraum ist zum Einführen der Hände nur durch zwei kleine, verschließbare Fenster zugänglich. Während des Arbeitens bleibt natürlich die Keimfreiheit der Luft nicht gewahrt, doch ist die Gefahr der Luftinfektion bei vorsichtigem Arbeiten und kurzer Dauer des Versuches nicht bedeutend.

werden. Mehr als 6—10 Kulturen für einen Versuch herzustellen, empfahl sich nicht, da naturgemäß die Gefahr einer von außen kommenden Infektion mit der Dauer des Versuches steigt. Selbstverständlich wurde nur mit gründlich gereinigten und in Sublimat abgespülten Händen gearbeitet.

Für die Versuche 1—4 kam sterilisiertes Leitungswasser als Kulturflüssigkeit zur Anwendung; waren Bakterien im Gewebe vorhanden, so fanden sie in den Substanzen, die aus den Gewebestücken diffundieren, genügend Nährstoffe vor, um zu äußerlich sichtbarer Entwicklung — Trübung des Kolbeninhaltes — zu gelangen. Die Nährbouillon für alle weiteren Versuche hatte folgende Zusammensetzung:

Destilliertes Wasser	100,0
Rohrzucker	1,0
Pepton Witte	0,5
Liebigs Fleischextrakt . . .	0,25

Diese schwach saure Bouillon wurde mit Soda neutralisiert und auf die übliche Weise im Dampfraum sterilisiert. Der besonders auch in den Abschnitten II und III dieser Arbeit verwandte feste Nährboden bestand aus folgenden Substanzen:

Destilliertes Wasser . . .	500 ccm
Pepton Witte	6 g
Liebigs Fleischextrakt . .	4 „
Agar-Agar	8 „
Rohrzucker	5 „

Auch dieser Nährboden wurde bis zur neutralen Reaktion gegen Lackmus mit Soda versetzt. Ich überzeugte mich, daß beide Nährsubstrate sowohl für die Entwicklung von Bakterien als auch von Pilzen geeignet waren.

Für die Kulturen mit flüssigem Nährsubstrat erwiesen sich zylindrische Gläschen von 10 cm Höhe und 2,5 cm Durchmesser wegen des glatten und schnellen Einbringens der Gewebestückchen bezw. Holzspäne als vorteilhaft. Sie wurden zu $^1/_3$ ihrer Höhe mit Nährbouillon gefüllt und zum besonderen Schutz in ein Glasgefäß mit Deckel gestellt. In allen Fällen fanden die Kulturen im Wärmezimmer bei ca. 25° C Aufstellung und wurden 8—12 Tage lang beobachtet.

Um sicher zu sein, daß die Sterilität der Kulturen nicht etwa auf der Anwesenheit von Spuren der Sublimatlösung oder anderer,

zur äußerlichen Desinfizierung der Pflanzenteile verwendeter Antiseptika beruhte — es war denkbar, daß Sublimatspuren oder dergl. durch äußerlich unauffällige Verletzungen in das innere Gewebe eingedrungen sein konnten —, wurden am Ende der Versuche einige Gläschen geöffnet und so der Luftinfektion zugänglich gemacht, oder sie wurden mit Spuren einer Bakterienkultur beimpft. Die dann in allen Fällen eintretende Trübung beseitigte Bedenken dieser Art. Auch stellte ich bei jedem Versuch einige Kontrollkulturen so her, daß ich einige Gewebepartikel unter Vernachlässigung aseptischer Kautelen in Nährbouillon überführte, um für jeden Fall sicher zu sein, daß Bakterien bezw. Pilze sich im Nährsubstrat entwickeln konnten.

Die Resultate dieser Beobachtungen sind, wo es angängig war, zu Tabellen vereint worden; bei späteren Versuchen mit Holzgewächsen machten sich Einzeldarstellungen nötig. —

A. Versuche mit krautigem Pflanzengewebe.

Es gelangten nur äußerlich einwandfreie Exemplare von Knollen, Wurzeln, Stengeln usw. zur Verwendung. Ich begann mit knolligen Pflanzenteilen deshalb, weil hier die Möglichkeit besteht, durch sukzessives Entfernen mehrerer Außenschichten oder durch Herstellen einer Bruchfläche eine Infektion seitens der Oberfläche gänzlich zu vermeiden. Trotzdem verlief eine Reihe von Versuchen mit negativem Erfolg; schließlich gelang es aber, alle Kulturen steril zu bekommen. Nur dieser letzte Erfolg sei hier verzeichnet:

Versuchs-Nr.	Versuchsobjekte	Zahl der		Steril
		Versuche	Kulturen	
1	Möhre	4	24	100 %
2	Kartoffel	2	12	„
3	Kohlrabi	4	24	„
4	Weiße Rübe	3	18	„

In dem anschließenden Versuch steigerte sich die Schwierigkeit, Gewebepartikel steril zu isolieren, mit der abnehmenden Dicke der Stengel. Im besonderen zeigten einige Vorversuche mit Keimpflanzen, daß eine Desinfektion der Außenfläche der Pflanzenteile ohne Schädigung des Gewebes nicht möglich war. Selbst durch

Abreiben mit Alkohol und Äther und Abflammen über dem Bunsenbrenner konnten anscheinend nicht alle Bakterien von den Stengeln entfernt werden. Es mußte daher die Epidermis abgeschält werden.

Die Isolierung von Blattgewebe ist natürlich nur bei Sukkulenten, wie *Echeveria*, möglich. Die Gewebepartikel aus dem Mark wurden so gewonnen, daß ich nach Aufspalten der Zweigstücke dem Markzylinder mit steriler Pinzette einzelne Stückchen entnahm.

Die folgende Tabelle gibt Zahl und Ergebnis der überhaupt mit den angeführten Pflanzen vorgenommenen Versuche wieder; Vorversuche wurden hier im allgemeinen nicht angestellt:

Versuchs-Nr.	Versuchsobjekt	Pflanzenteil	Zahl der Kulturen	Infiziert
5	Apfel	Fruchtfleisch	11	0
6	*Pelargonium peltatum*	Stengel	12	0
7	*Bryophyllum calycinum*	„	10	0
8	*Phaseolus multiflorus*	„	12	2
9	„ „	Epikotyl	10	2
10	*Lupinus albus*	Hypokotyl	12	1
11	*Ricinus communis*	„	9	1
12	*Aesculus hippocastanum*	Epikotyl	12	2
13	*Echeveria scaphiphylla*	Blätter	12	2
14	*Sambucus nigra*	Mark (tot)	12	1
15	*Catalpa ovata*	„ „	10	0
			122	11

Man sieht aus dem Ergebnis, daß es namentlich bei Verwendung starker Stengel, wie sie bei *Bryophyllum* und *Pelargonium* in Betracht kommen, sehr gut möglich ist, ein eindeutiges Resultat zu erzielen. Die Bakterien, die in den Versuchen 8—13 eine geringe Zahl von Kulturen infizierten, stammten sicher von der Oberfläche der Pflanzenteile; es wachsen hier die technischen Schwierigkeiten beträchtlich, da die zarten Organe für einen Versuch nur wenig Gewebepartikel von einem epidermisfreien und steril isolierten Gewebekomplex liefern und man höchstens 3—4 Kulturen auf einmal herstellen kann.

Größte Sorgfalt erforderten auch die folgenden Versuche mit unterirdischen Pflanzenorganen; gelangte ein oberflächlich gelegenes Gewebefragment mit in die Nährflüssigkeit, so trübte sich meist die Kultur nach 1—2 Tagen.

16) Gewebe aus Knollen von *Dahlia variabilis*, die den Winter über gelagert hatten, 3 Versuche:

a) von 6 Kulturen blieben 3 steril,
b) „ 6 „ „ 5 „ ,
c) „ 8 „ „ 7 „ .

17) Gewebe aus frisch ausgegrabenen, unterirdischen Stengelteilen von *Helianthus tuberosus*, 3 Versuche:

a) von 6 Kulturen blieben 4 steril,
b) „ 6 „ „ 4 „ ,
c) „ 5 „ „ 5 „ .

18) Gewebe aus fleischigen Wurzeln von *Lappa officinalis*, frisch ausgegraben, 3 Versuche:

a) von 6 Kulturen blieben 4 steril,
b) „ 8 „ „ 7 „ ,
c) „ 6 „ „ 6 „ .

19) Gewebe aus dem frisch der Erde entnommenen Rhizom von *Iris florentina*, 2 Versuche:

a) von 8 Kulturen blieben 5 steril,
b) „ 6 „ „ 6 „ .

20) Gewebe aus einer starken Wurzel von *Sambucus nigra*, 2 Versuche:

a) von 5 Kulturen blieben 4 steril,
b) „ 6 „ „ 4 „ .

Es wurde nicht in allen Fällen das erwünschte Ziel erreicht; doch dürfte zu bezweifeln sein, ob die hier auftretenden Bakterien aus dem Innern des Gewebes stammten.

Einige Forscher haben zwischen frisch der Erde entnommenen und gelagerten Pflanzen Unterschiede bezüglich ihres Verhaltens gegenüber dem Eindringen von Bakterien festgestellt. Darauf wird im allgemeinen Teil einzugehen sein.

B. Versuche mit Splintholz.

Zu den folgenden Versuchen wurden gesunde, mehrjährige Zweige der in nachstehender Tabelle verzeichneten Holzgewächse verwendet. Ich machte die Erfahrung, daß hier eine Infektion der Kulturen seitens der den Zweigen äußerlich anhaftenden Mikroorganismen viel geringer war, als z. B. bei krautigen Stengeln. Es

genügte daher, die Zweige durch Abbürsten mit Wasser und Seife von den gröbsten Unreinigkeiten zu befreien und darauf das Rindengewebe sorgfältig abzuschälen, wobei vermieden wurde, daß ein und dasselbe Messer mit Rinde und Holz zugleich in Berührung kam. Vom Holzkörper spaltete ich dann einzelne Späne ab und überführte sie zu je 2—3 in Gläschen mit steriler Nährbouillon.

Selbstverständlich wurde auch hier nicht versäumt, Kontrollkulturen herzustellen und nach der durchschnittlichen Beobachtungszeit von 10 Tagen von einigen Gläschen den Wattebausch zu entfernen.

Versuchs-Nr.	Versuchsobjekt	Zahl der Kulturen	Infiziert
1	*Populus nigra*	18	2
2	*Quercus pedunculata*	12	0
3	*Salix caprea*	12	0
4	„ *alba*	12	2
5	*Fagus silvatica*	12	0
6	*Aesculus hippocastanum*	8	1
7	*Taxus baccata*	10	1

In allen weiteren Versuchen wurden zum Teil die Holzspäne auch auf Platten mit Nähragar überführt.

Ausführlicheres Beispiel für *Prunus avium:*

8) Die Späne entstammten dem Splint eines gesunden, frisch vom Baume geschnittenen Astes. Es wurden 8 Gläser, Nährbouillon enthaltend, mit je 2 Spänen, und 4 Agarplatten mit je 1 Span beschickt.

Nach 1 Tag: 7 Kulturen klar, 1 schwach getrübt,
„ 6 Tagen: 7 „ „ , 1 stark „ .

Um etwa in den Kulturen vorhandenen Bakterien, die vielleicht hier nicht zu äußerlich erkennbarer Entwicklung gelangten, andere Entwicklungsbedingungen zu bieten, vermischte ich einige Tropfen Flüssigkeit aus den klaren Kulturen mit Nährgelatine und goß 2 Platten, dazu 1 Kontrollplatte mit getrübter Flüssigkeit.

Nach 10 Tagen: Die klaren Kulturen unverändert, die Gelatineplatten mit Ausnahme der (verflüssigten) Kontrollplatte steril, ebenso die 4 Agarplatten.

9) Ein zweiter Versuch mit Splintholz aus demselben Ast von *Prunus avium* ergab, daß von 7 Kulturen während 10 Tagen 6 steril blieben, 1 Kultur war mit Bakterien infiziert.

Die Resultate der Versuche lassen erkennen, daß normales Splintholz als keimfrei betrachtet werden kann.

C. Versuche mit Kernholz.

1) Von einem starken, gesunden Aststück von *Prunus avium* mit rotbraun gefärbtem Kernholz wurden die Splintlagen abgehobelt, darauf die Kernholzsäule über dem Bunsenbrenner abgeflammt, mit sterilem Skalpell eine Spaltfläche hergestellt, von dieser mit sterilen Messern einzelne Späne abgeschnitten und in Nährbouillon gebracht, und zwar wurden 6 Gläser mit je 2 Spänen beschickt.

Nach 3 Tagen: Die Kulturflüssigkeit hat sich dunkelbraun gefärbt, ist aber in allen Gläsern klar geblieben.

Nach 9 Tagen: 5 Kulturen vollkommen klar, 1 schwach getrübt. Flüssigkeit aus 3 klaren Kulturen mit Nährgelatine vermischt und (3) Platten gegossen.

Nach 15 Tagen: Die klaren Kulturen sind steril geblieben, ebenso die Gelatineplatten. Die Trübung der einen Kultur ist, wie die mikroskopische Untersuchung des schweren, beim Schütteln zopfartig aufsteigenden Bodensatzes ergibt, durch hefeähnliche Organismen verursacht.

2) Dasselbe Aststück wurde zu einem weiteren Versuche verwendet; der Inhalt von 8 Gläschen mit je 2 Spänen aus dem Kernholz blieb während 10 Tagen steril; 2 Kontrollkulturen, mit Spänen ohne Vorsichtsmaßregeln beschickt, waren nach 2 Tagen vollständig getrübt.

3) Gesundes Kernholz aus einem 7,5 cm starken Ast von *Prunus avium*, der von Juni bis Dezember 1914 auf einem Holzstoß im Freien gelagert hatte, wurde auf die gleiche Weise untersucht. Aus dem 80 cm langen Aststück gelangte ein mittleres Stück von 20 cm Länge zur Verwendung. Von der isolierten Kernholzsäule wurden an drei verschiedenen Stellen Späne abgeschnitten und in 6 Gläschen mit Nährbouillon verteilt. Alle Kulturen blieben steril (1 Monat), ebenso 3 Agarplatten mit je 2 Spänen belegt.

3 Gelatineplatten, unter Beimischen von Flüssigkeit aus klaren Kulturen hergestellt, waren nach 7 Tagen noch steril.

4) Ein zweiter Versuch, mit demselben Aststück, aber mit Spänen von neuen Schnittflächen, ergab, daß von 8 Kulturen 2 infiziert waren (Bakterien und *Aspergillus niger*), die übrigen aber steril blieben. —

Die Versuche mit Kernholz haben 31 Kulturen gefördert, von denen 3 infiziert waren. Man kann wohl annehmen, daß die Verunreinigung letzterer in Infektionen seitens der Luft oder seitens der Instrumente ihre Ursache hatte. Von den Erfahrungen mit dem Holz der Kirsche aus wird verallgemeinert werden können, daß unter normalen Verhältnissen das Kernholz unserer Holzgewächse einen völlig sterilen Gewebekomplex darstellt.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei solchem Holz, das irgendwie anormale Erscheinungen aufweist, besonders aber in den Fällen, wo Pilze das Holz durchwuchern? Wir werden namentlich ältere Bäume bei näherem Betrachten selten gänzlich frei von Pilzschäden antreffen. Halten sich mit dem Pilzmycel zugleich auch Bakterien im Holz auf?

Bei Erkrankungen krautiger Gewächse durch Pilze oder Bakterien sind häufig Vertreter beider Organismengruppen im befallenen Gewebe vorgefunden worden, zum mindesten scheinen oft Bakterien das Zerstörungswerk des Pilzes fortzusetzen. Namentlich bei den verschiedenen Erkrankungen der Kartoffeln hat das gleichzeitige Vorkommen von Bakterien und Pilzen das Erkennen des primären Erregers erschwert. Auch sind Fadenpilze als Begleiter von Bakteriosen angetroffen worden (vgl. z. B. Sorauer, 36, S. 35 und S. 468, sowie Potter, 32, S. 632).

Um einen Einblick zu gewinnen, ob bei Schädigungen des Holzes, besonders bei Pilzerkrankungen, sich Bakterien im Holz vorfinden, ob sie das vordringende Mycel begleiten oder nachträglich das zersetzte Holz besiedeln, untersuchte ich die im folgenden verzeichneten Fälle.

D. Versuche mit pilzkrankem und zersetztem Holz.

1) *Quercus pedunculata.* Ein frisch vom Baume geschnittener Ast von 6,5 cm mittlerem Durchmesser wies einen tiefen Längsriß auf, der sich bis in den Holzkörper erstreckte. Der Splint war ober- und unterhalb der Rißstelle gelb bis braun gefärbt. Die

verfärbten Partien zogen sich auf lange Strecken im Holz hin und waren jedenfalls eine Folge der starken Verwundung. Das Kernholz zeigte durchgängig normale, braune Färbung. Der Holzzylinder wurde gespalten, und unter aseptischen Kautelen entnahm ich sowohl dem normalen Splint, als auch dessen verfärbten Teilen eine Anzahl Späne und überführte sie in Nährbouillon und auf Agarplatten. Das verfärbte Holz war deutlich weicher als das normale Splintholz. Von einer Pilzerkrankung war äußerlich nichts wahrzunehmen.

Ergebnis:

a) 3 Gläschen und 3 Platten mit je 2 Spänen aus dem normalen Splint blieben steril.

b) 6 Gläschen und 3 Platten mit je 2 Spänen aus dem verfärbten Splintholz: Bald nach Einbringen der Späne in die Nährlösung zeigte sich eine leichte, flockige Trübung, und im Umkreis der Späne auf dem Agar entstand ein gelblicher Saum.

Da diese Trübung ebenso wie der Saum auf den Platten weiterhin nicht zunahm und wiederholtes Abimpfen keine Bakterienentwicklung zur Folge hatte, so handelte es sich hier wahrscheinlich um eine Fällung, verursacht durch das Zusammentreffen des Tannins des Holzes mit dem Pepton der Nährlösung; wie ich mich durch einen Versuch überzeugte, ergibt das Zusammenbringen von stark verdünnten Lösungen beider Substanzen einen weißgelben Niederschlag. — Bakterien- oder Pilzentwicklung wurde in keiner Kultur wahrgenommen (12 Tage).

2) *Ulmus campestris.*

a) Der 1,5 m hohe Stumpf eines Ulmenstammes zeigte, während seine untere Hälfte gesund und im Besitz glatter, grüner Rinde war, in seiner oberen Hälfte die runzelige Rinde mit zahlreichen Fruchtkörpern von *Nectria cinnabarina* besetzt. Die mikroskopische Untersuchung des erkrankten Holzes ergab die Anwesenheit zahlreicher, verschieden starker Pilzhyphen vornehmlich in den Gefäßen. Aus einem handlichen Stammstück wurde eine kantige Säule so herausgeschnitten, daß sie sowohl gesundes wie auch krankes Holz enthielt; letzteres trat durch gelbbraune Verfärbung besonders hervor. Nach flüchtigem Abflammen über dem Bunsenbrenner entnahm ich im Hausenschen Kasten unter ständigem Wechsel der Messer dem Holz von den Kanten aus eine Anzahl Späne und

verteilte sie in Nährbouillon. Ich gewann 7 Kulturen mit je zwei Spänen und stellte einige Kontrollkulturen her mit Spänen, die ohne Vorsichtsmaßregeln in die Nährlösung gebracht wurden.

Nach 2 Tagen sproßte aus den Spänen ein feiner, dichter Mycelrasen hervor, am lebhaftesten aus den Spänen, die der Grenze von gesundem und krankem Holz entstammten. Die Flüssigkeit war völlig klar und blieb es auch während der Beobachtungsdauer von 10 Tagen; das Mycel nahm täglich zu. Die Kontrollkulturen zeigten schon am 3. Tage lebhafte Bakterienentwicklung, während Pilzmycel nicht auftrat; es war jedenfalls durch die üppige Bakterienvegetation unterdrückt worden.

Die klare Flüssigkeit der mycelhaltigen Kulturen wurde zu einem Plattenguß mit Nährgelatine verwendet. Die Platten (6) blieben steril.

Um den hier möglichen Einwand zu entkräften, daß die Nährflüssigkeit durch das Mycelwachstum bakterienfeindliche Eigenschaften angenommen habe, die etwa im Holz vorhandene Bakterien unterdrücken könnten, wurden einige Kulturen — die Flüssigkeit hatte ihre neutrale Reaktion gegen Lackmus beibehalten — mit je einer Spur *Prodigiosus*-Bouillon beimpft; nach 3 Tagen fanden sich typische Kulturen des *Bact. prodigiosum* vor, das Mycelwachstum aber war bald aufgehalten worden; das lockere, zarte Mycel ballte sich zusammen und sank zu Boden. Einige durch Entfernen des Wattebausches der Luftinfektion zugänglich gemachte Kulturen verhielten sich analog. —

b) Das gleiche Resultat lieferte die Untersuchung eines ebenfalls mit *Nectria cinnabarina* befallenen Ulmenastes, dessen Zweige oberhalb des mit Fruchtkörpern besetzten Rindenbezirkes zum Teil eingegangen waren. Die mikroskopische Prüfung zeigte, daß im Holz ein Pilz wucherte; das kranke Holz wies gelb bis braun verfärbte Streifen auf. In gleicher Weise wie bei dem vorhergehenden Versuch wurden Späne aus dem erkrankten Holz in Gläschen mit Nährbouillon verteilt; ich stellte 6 Kulturen mit je 2 Spänen her. Unter beständigem Klarbleiben der Bouillon sproßte aus den Spänen ein dichtes Mycel hervor, das nach 8 Tagen die gesamte Flüssigkeit erfüllte. Bakterien schienen nicht vorhanden zu sein. Die Trübung in 2 Gläschen wird durch von außen dazugekommene Infektion verursacht gewesen sein. 2 Gelatineplatten, unter Beimischen einiger Ösen der klaren Flüssigkeit gegossen, blieben steril.

c) Aus demselben Aststück, nur von frischen Schnittflächen aus, stellte ich weitere 6 Kulturen her: nach 7 Tagen war in keinem Gläschen Bakterienentwicklung eingetreten, während in 3 Kulturen aus den Spänen dichtes Mycel hervorgewachsen war. 2 Kontrollkulturen, mit heruntergefallenen Spänen beschickt, zeigten sich nach 2 Tagen stark getrübt; eine schwache Mycelentwicklung wurde bald ganz unterdrückt. —

3) Es folgen 3 Versuche mit einem Ast der Kastanie *(Aesculus hippocastanum)*, der von *Nectria cinnabarina* befallen war. Rinde und Holz des 5 cm starken Astes waren teilweise abgestorben. Die Grenze zwischen krankem und gesundem Holz war deutlich zu erkennen: das erstere trocken und mit bräunlichen Streifen durchzogen, das letztere feucht und von homogener Färbung. Die mikroskopische Untersuchung ergab das Vorhandensein von Pilzmycel im erkrankten Holz.

a) Es wurden 8 Gläschen, Nährlösung enthaltend, mit Spänen aus dem kranken Holz beschickt und 8 Tage lang beobachtet. In keiner Kultur erfolgte Bakterienentwicklung. Aus den Spänen sproßte ein feines Mycel; es zeigte sich, daß bei den Spänen, die einen das kranke Holz durchziehenden dunklen Streifen in sich faßten, das Mycel vornehmlich aus diesem Streifen herauswuchs und den Span bürstenartig überzog. Schließlich wurden einige Kulturen mit Bakterien beimpft, wobei darauf geachtet wurde, möglichst wenig Impfmasse zuzuführen; die Bakterien *(B. prodigiosum, B. pyocyaneum)* entwickelten sich, bald war deutliche Trübung zu erkennen, das Mycel verlor seine zarte Struktur und ballte sich zusammen. Auch hier zeigte das Mycel die gleiche Empfindlichkeit gegenüber Bakterien wie in Versuch 2a (S. 402).

b) Ein zweiter Versuch mit Spänen aus dem gleichen Aststück, aber $^1/_2$ m unterhalb der ersten Versuchsstelle entnommen, ergab 7 Kulturen mit Mycelentwicklung; 1 Glas war mit Bakterien infiziert, Mycel gelangte nicht zur Entwicklung, obwohl auch hier die Späne dem streifigen Holz entstammten.

c) Der 3. Versuch lieferte 7 Gläschen mit Spänen aus streifigem Holz. In 5 Kulturen erfolgte Mycelentwicklung; sämtliche Kulturen blieben völlig klar.

4) Morsches, zersetztes Holz.

Es handelte sich um einen alten Stamm von *Crataegus oxyacantha* mit 12 cm mittlerem Durchmesser, der seit September 1914

auf einem Holzstoß im Freien gelagert hatte, im Februar 1915 zersägt und untersucht wurde. Ein Teil des Kernes war völlig verfault, zum Teil hohl und mit brauner, krümeliger Masse erfüllt. Das übrige Holz zeigte sich mit verschiedenfarbigen Streifen durchzogen, war aber braun und hart, während einige größere Lamellen aus gelbem, sehr weichem, morschem Holz bestanden. Wo diese zersetzte Holzmasse die Rinde erreichte, war letztere vom Holzkörper abgesprengt. Auf einige gesunde Rindenpartien folgte normales, feuchtes Splintholz.

Auf die übliche Weise wurden dem Holz eine größere Anzahl Späne entnommen und in verschiedenem Nährsubstrat verteilt, und zwar aus folgenden Zonen:

a) 5 Gläser mit Spänen aus dem gelben, morschen Holz,

b) 2 „ desgl., aber ohne Vorsichtsmaßregeln entnommen,

c) 4 Agarplatten mit Spänen aus demgl., unter aseptischen Kautelen belegt,

d) 3 Gläser mit Spänen aus dem braunen, harten Holz,

e) 3 Agarplatten mit demgl.

Ergebnis:

a) Nach 6 Tagen: Die Flüssigkeit ist in allen Gläschen klar geblieben, dagegen ist aus allen Spänen dichtes Mycel hervorgewachsen. Nach 25 Tagen derselbe Befund; das Mycel hat die Flüssigkeitsoberfläche erreicht. 1 Glas wurde darauf mit *Bact. prodigiosum* beimpft, und 1 der Luftinfektion ausgesetzt; nach 3 Tagen fand sich in beiden Kulturen lebhafte Bakterienentwicklung vor, die das Mycel völlig unterdrückte.

b) Nach 3 Tagen: Die Kulturen sind getrübt, Mycel ist nicht wahrzunehmen und bleibt auch fernerhin aus.

c) Die Platten sind nach 10 Tagen mit einem dichten, blendend weißen Mycel überzogen, das seinen Ausgang von den Spänen nimmt. Bakterienkolonien sind nicht vorhanden. Das Mycel nimmt nach längerer Zeit (25 Tage) gelbliche Färbung an.

d) Nach 6 Tagen: Die Flüssigkeit ist klar geblieben und auch mycelfrei. Die Kulturen bleiben weiterhin steril.

e) Die Platten bleiben während der Beobachtungsdauer von 25 Tagen steril. —

Aus diesen Versuchen können wir schließen, daß auch in pilzkrankem und zersetztem Holz Bakterien nicht anzutreffen sind. Dieses Ergebnis wird noch durch die folgenden Fälle gestützt.

5) *Prunus avium.*

Die Holzspäne entstammten einem Kirschbaum, der, aus unbekannten Gründen eingegangen, gefällt werden mußte. Am Fuße des Stammes fand sich eine große, bis tief in den Kern gehende Wunde vor; das Holz war hier braun und bröcklich. Die jüngeren Splintlagen waren zum größten Teil gesund; an einigen Stellen trat Gummifluß hervor. — Ich entnahm eine Anzahl Späne sowohl dem braunen, zentralen, an die Wunde angrenzenden Holzkörper, als auch dem Splintholz.

Ergebnis:

> 5 Agarplatten mit je 2 Spänen aus dem Splintholz blieben 8 Tage lang steril; 4 Platten wurden mit Spänen aus dem braunen, morschen Kernholz belegt: auf 3 von ihnen entwickelte sich von den Spänen aus ein langsam wachsendes, schwärzliches Mycel, 1 Platte blieb steril, und schließlich wurden noch Späne aus dem braunen, harten Teil des Kernes in 4 Gläschen mit Nährbouillon verteilt; diese Kulturen blieben steril, auch Mycel war nicht vorhanden. —

6) *Prunus triloba.*

Der pilzkranke Stamm besaß einen mittleren Durchmesser von 25 cm und breitete in 1,5 m Höhe seine Krone aus, die sich teils aus abgestorbenen, teils aus gesunden Ästen und Zweigen zusammensetzte. Die Rinde war an einer Seite des Stammes in ganzer Länge vom Holz gelöst; auf ihr und auf dem freiliegenden Holzkörper saßen zahlreiche Fruchtkörper eines *Polyporus.* Auf den übrigen Teilen des Stammes waren einzelne gesunde Rindenpartien noch fest mit dem Holz verwachsen, einzelne Partien waren abgestorben und mit Fruchtkörpern des Pilzes besetzt. Im ganzen erschien der Holzkörper ziemlich weitgehend erkrankt, seine Färbung war durchgängig braun und von gelben Lamellen durchsetzt. Unter den gesunden Teilen der Rinde fanden sich einige Lagen gelben, frischen Splintholzes vor, deren Abgrenzung gegen das braune, erkrankte Holz durch rotbraune Streifen besonders gekennzeichnet war.

Aus verschiedenen Holzteilen wurden Späne in Nährsubstrat gebracht. Das folgende Ergebnis setzt sich aus 2 Versuchen zusammen.

a) Späne aus dem braunen, harten Holz, derart, daß sie ein Stück normalen Splintes und den roten Streifen an der Grenze des braunen Holzes mit in sich fassen, in 12 Gläschen mit steriler Nährbouillon verteilt.

b) Späne aus demgl., auf 4 Nähragarplatten gebracht.

c) Späne aus dem hellen, anscheinend normalen Splint auf 2 Gläser und 2 Platten verteilt.

d) Späne aus dem zentralen Teil des Stammes (braunes Holz mit gelben Lamellen) auf 4 Gläser und 4 Platten verteilt. —

Ergebnis:

a) Nach 5 Tagen: Die Flüssigkeit ist in allen Kulturen klar geblieben, aus den Spänen ist Mycel hervorgesproßt; besonders aus den roten Streifen ist eine dichte Mycelbürste herausgewachsen. Nach 22 Tagen: Die Flüssigkeit ist klar, das Mycel kräftig weitergewachsen und rein weiß geblieben.

b) Nach 5 Tagen: Weißes, wolliges Mycel verbreitet sich von den Spänen aus über den Nährboden. Bakterienkolonien sind nicht vorhanden. Das Mycel wird nach längerer Zeit gelb.

c) Die flüssigen Kulturen wie die Agarplatten bleiben steril (22 Tage).

d) Nach 5 Tagen: Gläschen und Platten sind bakterienfrei. Aus allen Spänen ist Mycel hervorgesproßt. Derselbe Befund nach 22 Tagen; das Mycel auf den Platten hat gelbe Färbung angenommen. —

7) Zu einem letzten Versuch diente der völlig morsche Stumpf einer Fichte *(Picea excelsa)*. Der inneren, weißen, feuchten, pappeartigen Masse entnahm ich unter sterilen Außenbedingungen einzelne Partikel und verteilte sie in 9 Gläser mit Nährbouillon. Nach 10 Tagen war die Flüssigkeit in 8 Gläsern völlig klar, die Holzteilchen zeigten sich in weißes Mycel eingehüllt. In einem Glase war durch Bakterienentwicklung das Mycel zurückgedrängt. Einige Mycelkulturen wurden mit *Bact. prodigiosum* beimpft, das sich lebhaft entwickelte und weitere Mycelbildung unterdrückte.

Die Nährflüssigkeit war demnach für Bakterienentwicklung nicht ungeeignet geworden.

Wie schon eingangs erwähnt, blieb bei allen Versuchen die Natur der isolierten Pilze unerörtert. Es erschien für unsere Fragestellung ohne Bedeutung, etwa die Identität der kultivierten Mycelien mit dem äußerlich erkennbaren, vermeintlichen Erreger der Holzerkrankung festzustellen. In einigen längere Zeit aufbewahrten Kulturen blieben die Myceldecken rein weiß, also anscheinend steril. —

Allgemeine Betrachtung.

Die vorstehend beschriebenen Versuche berechtigen — zunächst in bezug auf krautige Pflanzen — zu dem Schluß, daß das normale, gesunde Pflanzengewebe als frei von den Bakterien und Pilzen zu betrachten ist, die auf den gebotenen Nährböden wachsen können. Die zu einem geringen Prozentsatz auftretenden infizierten Kulturen, die bei solchen Versuchen nie ganz ausbleiben dürften, können ohne Bedenken auf Infektionen seitens der Luft, seitens der benutzten Instrumente, seitens der den Pflanzen äußerlich anhaftenden Bakterien zurückgeführt werden. Die Versuche 1—4 unter A (S. 396) zeigen, daß Sterilität der Kulturen wohl erreichbar ist, die Verwendung einwandfreier Versuchsobjekte vorausgesetzt. Es steht nichts im Wege, diese Möglichkeit auch auf alle anderen Versuche zu übertragen. Es erscheint jedoch nicht erforderlich, die Bemühungen bis zu solchem Ziele fortzusetzen; wären Bakterien normalerweise im Gewebe vorhanden, so müßten sie wohl in mehr als 2 von 12 Kulturen von demselben Pflanzenteil zur Entwicklung gelangen.

Bei den Versuchen mit *Dahlia*-Knollen und mit Wurzeln (S. 398) ist die Zahl der fertilen Kulturen im Verhältnis zu den sterilen etwas größer als bei den Versuchen 5—15. Die Knollen von *Dahlia* waren nicht frisch der Erde entnommen, sondern hatten über den Winter gelagert. Nun haben einige Forscher angenommen, daß bei nicht frischen Pflanzen eine Besiedelung des inneren Gewebes mit Bakterien erfolge; untersuchte Di Vestea (40) frisch ausgegrabene Pflanzen, so erzielte er sterile Kulturen; hatten die Pflanzen 24 Stunden oder länger gelagert, so ergaben neue Versuche oft entgegengesetzte Resultate. Auch Potter (32, S. 636) weist darauf hin, daß er in Knollen und Wurzeln, die 3 Tage im Laboratorium in Wasserdampfatmosphäre aufbewahrt worden waren,

meist Bakterien nachweisen konnte. — Vielleicht hat diese Erscheinung ihre Ursache darin, daß bei Versuchen mit welkenden Pflanzen die Gefahr einer Infektion, die von der dann möglicherweise noch schwerer zu desinfizierenden Oberfläche herrührt, sich gesteigert hat. Es ist noch nicht geklärt, ob tatsächlich in diesen Fällen eine Besiedelung des Gewebes mit Bakterien erfolgt; es wird hier auch in Betracht zu ziehen sein, daß durch Veränderungen der Pflanzenoberfläche, wie Einschrumpfen und Rissebildung infolge längeren Lagerns, die Bakterien etwas nach innen verlagert werden könnten und dann beim Isolieren von Gewebepartikeln immer nur als Oberflächenbakterien die Kulturen verunreinigen. Ich brachte einige Gewebestücke unter ähnliche Bedingungen wie im Versuche Potters: Eine *Dahlia*-Knolle wurde einmal durchschnitten, mit etwas bakterienhaltigem *(B. prodigiosum)* Wasser übergossen und in feuchter Kammer bei 30° C 6 Tage lang stehen gelassen. Die darauf dem Innern entnommenen Gewebepartikel verursachten in allen Kulturen Trübung. Nach einem zweiten, in gleicher Weise vorgenommenen Versuch mit Rhizomen von *Iris florentina* erwies sich das Innere als keimfrei. Jedenfalls werden, wenn wirklich unter diesen Bedingungen eine Besiedelung der Interzellularen bezw. der Gefäße mit Bakterien erfolgen sollte, verschiedene Pflanzen nicht gleichartiges Verhalten zeigen. — In diesem Zusammenhang sei noch bemerkt, daß die Kohlrabiknollen, Rüben und Möhren, deren inneres Gewebe vollkommen frei von Bakterien war (vgl. S. 396), nicht frisch der Erde entnommen waren, sondern den Verkaufsständen der Markthalle entstammten.

Die Tatsache, daß normalerweise das Pflanzengewebe keine Bakterien beherbergt, läßt zugleich schließen, daß unter gewöhnlichen Umständen ein Eindringen und Lebendbleiben von Bakterien nicht erfolgt, obwohl Zugangspforten z. B. in den Spaltöffnungen gegeben sind, die von gewissen parasitischen Bakterien auch benutzt werden. Vielleicht wirkt hier das Gewebe der Pflanzen mit seinen luftführenden, trockenen Interzellularen ähnlich wie das Gefüge der Baumwolle: die Bakterien werden, da sie eines zum Ausüben von Eigenbewegungen geeigneten Mediums entbehren, mechanisch am Einwandern gehindert und scheinen auf die Pflanzenoberfläche beschränkt zu sein, wo allerdings gewisse Arten von ihnen, wie schon Burri (5, S. 759) feststellte, nicht im Zustande der Ruhe verharren, sondern durch lebhafte Vermehrung erkennen lassen, daß sie dort gute Lebensbedingungen vorfinden. Im Hinblick

auf die geringen Ansprüche, die diese Oberflächenbakterien an das Substrat zu stellen scheinen, wird die Möglichkeit ihres Aufenthaltes in den Atemhöhlen, Interzellularen und sonstigen Hohlräumen der Pflanze nicht von der Hand zu weisen sein, und es dürfte nur an der ihnen mangelnden Fähigkeit des aktiven Vordringens auf diesen Wegen liegen, daß wir im Pflanzeninnern keine Bakterien vorfinden. Nur ist dabei nicht erwiesen, ob die Hohlräume auch der äußersten Gewebeschichten — z. B. die Atemhöhlen — gänzlich frei von Bakterien sind. Dies durch Isolieren von Gewebepartikeln und Nachweis von Bakterien auf kulturellem Wege zu ermitteln, ist aus technischen Gründen schwer möglich.

Nebenbei erwähnt, werden in den auf der Pflanzenoberfläche lebenden Bakterien — zu den besonders häufigen gehören nach Düggeli (10) *B. herbicola aureum*, *B. fluorescens*, auch *B. coli* — die Mißerfolge mancher Versuche, Gewebe steril zu isolieren, ihre Ursache haben; wie Düggeli (10, S. 603) fand, haften diese epiphytischen Mikroorganismen infolge Schleimbildung sehr fest an der Epidermis. Bei meinen Versuchen war die Anwesenheit fluoreszierender Bakterien in den meisten infizierten Kulturen augenscheinlich.

Einige Forscher haben nun Versuche angestellt über das Verhalten von bestimmten, dem Erdboden in Aufschwemmungen zugeführten Bakterien gegenüber Pflanzen, die in solcher Erde aufwachsen. Eindeutige Resultate erzielte Clauditz (9): in der Erde befindliche Typhusbakterien dringen selbst bei Wurzelverletzungen nicht in die Pflanzen ein, sondern halten sich an den Außenflächen der Gewächse auf und leben dort je nach Art der Pflanze kürzere oder längere Zeit. Diese Ergebnisse stehen im Gegensatz zu denen Ellrodts (11); nach ihm sollen in Bohnenpflanzen, die in einer mit *Bact. pyocyaneum* infizierten Nährlösung aufwuchsen, nach Verletzung der Wurzeln die Bakterien im Saft des Stengels vorzufinden gewesen sein, während bei unverletzten Wurzeln kein Eindringen erfolgte. Auch aus Versuchen neueren Datums (Ciocalteu, 8) ist wieder geschlossen worden, daß Wurzelläsionen Bakterien als Eingangspforten dienen könnten. Man wird sich, solange keine eindeutige Klärung vorliegt, zunächst an das von Clauditz erzielte Ergebnis halten können, in Übereinstimmung mit der Feststellung Russells (33, S. 233), wonach es unmöglich war, Bakterien, die zu einem parasitären Leben im Gewebe nicht geeignet sind, aus Pflanzen zu isolieren, nachdem Pflanzen und ihre Standorte

mehrere Tage mit Bakterienaufschwemmung bewässert worden waren.

Im allgemeinen scheint also das pflanzliche Gewebe den Bakterien gegenüber als vollkommenes Filter zu wirken, sofern es sich nicht um Bakterien handelt, die zum Angriff auf das lebende Gewebe befähigt sind, oder um Gewebe, das, durch irgendwelche Schädigungen geschwächt, wohl gelegentlich auch von harmlosen Bakterien besiedelt wird. —

Haben wir bisher den normalen Zustand der Pflanze ins Auge gefaßt, so fragt es sich nun, ob z. B. bei Verwundungen ein wesentlich geänderter Zustand hinsichtlich der Möglichkeit des Eindringens harmloser Bakterien in die Pflanze gegeben ist. Unter Verwundung sind dabei nicht nur augenfällige Zerstörungen größerer Gewebekomplexe zu verstehen, sondern auch kleinste Spalten, Risse, Insektenstiche usw., die sich dem unbewaffneten Auge entziehen. Könnte von hier aus die Bevölkerung des Pflanzeninneren mit Bakterien erfolgen, so müßte wohl das Vorkommen von Bakterien im Gewebe fast allgemein sein.

Es wird nun im 3. Abschnitt vorliegender Arbeit dargetan werden, daß besonders saprophytische Bakterien sich beträchtlich lange Zeit im Gewebe lebend erhalten können; ebensowenig aber wie sie sich von einer Injektionsstelle aus merklich weiter ausbreiten, werden sie auch bei Verletzungen der Pflanze in der Natur über den Wundbezirk hinaus anzutreffen sein. Dazu kommt, daß die Pflanze bekanntlich sehr rasch mit der Bildung von Wundkork und anderen Schutzmaßregeln reagiert und ein Abschluß der Wunde erreicht wird, worauf schon Fischer in diesem Zusammenhang hinweist (13, S. 275). Es sei nicht versäumt, hier anzufügen, daß Wunden bei Anwesenheit pflanzenpathogener Bakterien natürlich eine große Gefahr bedeuten; die meisten pflanzlichen Bakteriosen gehen von Wunden aus. Doch besitzen die hierbei in Frage kommenden Bakterien die Fähigkeit, das Gewebe anzugreifen, sich durch Abscheidung von pektin- und zelluloselösenden Enzymen durch die Zellen hindurchzuarbeiten und eine Massenwirkung zu entfalten, während beliebige Bakterien dadurch, daß sie z. B. bei Injektionen auf den Wundbezirk beschränkt bleiben, ihre Indifferenz gegenüber dem Gewebe offenbaren (vgl. Abschnitt III).

Wenden wir uns noch zu den unterirdischen Pflanzenorganen, so könnte die bereits auf S. 392 erwähnte Feststellung von Smith (34, S. 26), der einige Male in Wurzeln Bakterienvegetation vor-

fand, zu der Frage veranlassen, ob die Wurzeln im Hinblick auf das Vorkommen von Bakterien eine Sonderstellung beanspruchen dürfen. Wurzeln stehen ja in engem Konnex mit der Bakterienvegetation des Bodens und sind Verletzungen in hohem Maße ausgesetzt. Es liegt kein Grund vor, für sie hinsichtlich der Besiedelung mit Bakterien andere Verhältnisse anzunehmen als für oberirdische Pflanzenteile; auch hier wird, sofern es sich um gesundes Gewebe handelt und bei Verletzung nicht Fäulnis oder Krankheit Platz greifen, ein Vordringen von Bakterien harmloser Natur nicht erfolgen. Die Ergebnisse, die ich mit einigen unterirdischen Pflanzenorganen erzielte (s. S. 398), weisen darauf hin, daß auch das Wurzelgewebe normalerweise frei von Bakterien sein dürfte. —

Auch in den Holzgewächsen sind, wie die entsprechenden Versuche (unter B und C) ergeben, Bakterien und Pilze unter normalen Verhältnissen nicht angetroffen worden. Es ist wenig wahrscheinlich, daß selbst in noch weiter ausgedehnten Untersuchungen sich ein anderes Resultat ergeben könnte. Die Existenzmöglichkeit zunächst von Bakterien im Holzkörper kann — hinsichtlich der dort gebotenen Lebensbedingungen — nicht von vornherein als ausgeschlossen betrachtet werden. Nährstoffe sind für Bakterien schon im Saftstrom vorhanden, der ja Zucker und anorganische Salze mit sich führt, und es ist nicht erwiesen, ob gewisse Substanzen des Holzkörpers etwa antiseptisch wirken. Auch sind gewisse Krankheiten der Holzgewächse als von Bakterien verursacht erkannt worden (z. B. Bakterienbrand der Obstbäume, Tuberkeln des Ölbaums); wenngleich hier vornehmlich die Rinde der Sitz der Zerstörer zu sein scheint, wird doch auch der Holzkörper von ihnen befallen (vgl. z. B. Sorauer, 36, S. 24, 41, 57). Daß auch sonst Bakterien sich im lebenden Holzkörper lange lebend erhalten können, wird im III. Abschnitt vorliegender Arbeit durch einige Beobachtungen dargetan werden.

Die Keimfreiheit gesunden Holzgewebes wird in ähnlichen Erwägungen eine zwanglose Erklärung finden können, wie sie bereits für die Verhältnisse bei krautigen Gewächsen angestellt wurden, wo besonders auf das behinderte Vordringen der Mikroorganismen hinzuweisen war. Der Holzkörper erscheint durch das Rindengewebe in noch höherem Maße gegen Bakterien abgeschlossen und geschützt, als das innere Gewebe krautiger Pflanzen durch die Epidermis. — Auf die Befunde bei anormalen Verhältnissen, besonders bei Erkrankungen des Holzes, wird weiter unten einzugehen sein. —

Hier sei noch mit Rücksicht darauf, daß auch Pilzvegetation normalerweise in Splint- und Kernholz nicht anzutreffen war, die Frage eingeschaltet: Wie verhalten sich in der Natur die Pilze gegenüber dem lebenden pflanzlichen Gewebe? — Konnte man geneigt sein, anzunehmen, daß Bakterien unter gewöhnlichen Umständen das Gewebe deshalb nicht besiedeln, weil ihnen das Vordringen durch Stomata und Interzellularen schon aus mechanischen Gründen nicht möglich sein dürfte, so kann diese Annahme nicht für die Pilze gestellt werden; diese sind den Bakterien gegenüber insofern im Vorteil, als sie infolge der wachsenden Hyphenspitze zunächst zu aktivem Vordringen auch durch trockene und nahrungsarme Räume befähigt sind. Ein anschauliches Beispiel bietet das Durchwachsen von Pilzmycel durch Baumwolle. Bekanntlich besiedeln nun viele parasitische Pilze auf die Weise das Pflanzeninnere, daß sie ihre Hyphen zunächst in die Spaltöffnungen einsenken, dann aber nicht in den Hohlräumen des Gewebes weiterwachsen, sondern in die Zellen selbst eindringen, was durch mannigfache, meist zusammenwirkende Mittel erreicht wird: neben der mechanischen Leistung des Einbohrens der Hyphenspitze in die Zellwände kommen zelluloselösende Enzyme und Vergiftung des Protoplasten in Betracht. Aber nicht alle Pilze verfügen namentlich über die letztgenannten Kampfmittel; ist durch die Untersuchungen von Miyoshi (27) dargetan, daß gewöhnliche Schimmelpilze, dirigiert durch chemischen Reiz, Zellulosemembranen wohl durchdringen können, so vermögen sie diese Fähigkeit in der Natur dem gesunden Gewebe gegenüber im allgemeinen nicht zur Anwendung zu bringen, und zwar wird dies nach Nordhausen (29, S. 45) der mangelnden Giftwirkung zuzuschreiben sein; nur gelegentlich fällt ihnen in seiner Lebensenergie geschwächtes oder sonst wenig resistentes Gewebe, wie z. B. Fruchtfleisch, zum Opfer. Muß nun allen Pilzen die Fähigkeit zuerkannt werden, vermöge des Hyphenwachstums in den Hohlräumen des Gewebes vordringen zu können, so werden gewöhnliche Schimmelpilze, da ihnen die Nährstoffe in den Zellen unzugänglich sind, ihr Wachstum infolge Nahrungsmangels bald einstellen müssen, während parasitische Pilze durch Zerstörung des Gewebes und Aufnahme der Nährstoffe in den von ihnen getöteten Zellen zu immer neuem Vordringen erstarken. — Wir müssen annehmen, daß Splint- und Kernholz nur solchen Pilzen zugänglich sind, die das Gewebe zugleich in einen anormalen Zustand versetzen.

Bei Verletzungen, die ja an Holzgewächsen immer anzutreffen sind, wäre es bei günstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen denkbar, daß zunächst an der Wundstelle — z. B. an einem Aststumpf — sich saprophytische Pilzvegetation entwickelt und dann von hier aus Mycelstränge in das Holz ausgesandt werden. Nun vermag aber der pflanzliche Organismus durch Bildung von Wundgewebe, durch Verschluß der Gefäße nach Verwundung (Haberlandt, 16, S. 291) einem weiteren Vordringen Barrikaden entgegenzustellen, die nur von gewissen Pilzen überwunden werden. Auch hier scheint die Giftwirkung seitens des Pilzes eine entscheidende Rolle zu spielen; gegenüber Eindringlingen, die nur über geringe Giftwirkung verfügen, werden die Reaktionen des verwundeten Gewebes volle Wirkung entfalten und tiefere Gewebeschichten von Schmarotzern freihalten (vgl. Nordhausen, 29, S. 44, 45). — Die abgestorbenen Partien des Holzkörpers — besonders das Kernholz —, die zu solchen Reaktionen nicht mehr fähig sind, erscheinen deshalb für Pilzbesiedelung wenig geeignet, weil die Hohlräume, die hier für ungehindertes Fortwachsen von Mycel in Frage kommen, gewöhnlich verschlossen sind, und außerdem diese Gewebepartien sich durch Armut an solchen Stoffen auszeichnen, die für gute Pilzvegetation erforderlich sind (s. Lafar, 23, S. 291).

Unsere Kenntnis über das Vorkommen von Pilzen in Splint- und Kernholz dürfte somit auf die Erscheinungen bei Erkrankungen des Holzes durch parasitische Pilze — parasitisch in weiterem Sinne gefaßt — beschränkt bleiben, und wir werden das Holz solcher Gewächse, die wir nicht als erkrankt bezeichnen müssen, als völlig frei von Pilzvegetation betrachten können. —

Überblicken wir zum Schluß die Untersuchungen des anormalen bezw. pilzkranken Holzes, so ist aus den Ergebnissen zu ersehen, daß in erkranktem Holz wohl Pilze, nicht aber Bakterien — wenigstens auf dem Weg der hier geübten Methode — vorgefunden wurden. Das bezieht sich selbst auf weitgehend zerstörtes Holz; es sei auf die Versuche mit dem morschen Teil des *Crataegus*-Stammes (S. 404), mit dem völlig zersetzten Holz des Fichtenstumpfes (S. 407), mit dem erkrankten Holz der Kirsche (S. 406) hingewiesen, und in einigen Fällen lag völlig bloßgelegte Holzsubstanz vor. Im Hinblick auf die Art des Nachweises der Mikroorganismen ist natürlich angenommen worden, daß es sich um Bakterien handeln würde, die in dem gebotenen Nährsubstrat zur Entwicklung gelangen konnten.

Man sollte meinen, daß beim Eindringen von Pilzen in das Holz auch Bakterien, denen gewöhnlich in den Zellwänden unüberwindliche Hindernisse entgegengestellt sind, der Zutritt möglich werde, denn das Mycel der holzzerstörenden Pilze nimmt seinen Weg durch die Zellwände, wobei diese durchbohrt werden und außerdem häufig der feste Zellverband durch Auflösen der Mittellamelle seitens des Pilzes gelockert wird. Dadurch erscheinen für Bakterien die Wege in das Holz geebnet, sei es, daß sie zugleich mit dem Mycel eindringen, sei es, daß sie vielleicht nachträglich, etwa durch Wasser mitgeführt, das Holz besiedeln. Das bei allen Versuchen konstatierte Fehlen der Bakterien in pilzkrankem Holz könnte nun nach zwei Gesichtspunkten hin gedeutet werden: einmal wird die Art und Weise des Vordringens des Mycels in das Holz, das andere Mal die Existenzmöglichkeit von Bakterien in dem durch die Tätigkeit des Pilzes veränderten Holz in Betracht zu ziehen sein.

Bezüglich des ersten Punktes wäre auf eine Feststellung Nägelis (28, S. 409) hinzuweisen, nach der beim Durchwachsen von Pilzmycel durch geeignete Membranen oder durch Baumwolle Bakterien und andere Mikroorganismen zurückgehalten werden und man auf diese Weise eine von Bakterien freie Pilzvegetation erzielt. Wir können uns vorstellen, daß beim Vordringen von Pilzfäden in das Holz, wobei Membranen — hier die Wände der Holzzellen und Gefäße — durchdrungen werden, die Bakterien auf die gleiche Weise am Mitwandern verhindert sind. Diese Deutung würde sich auf die Phasen der Erkrankung, in denen das Mycel in kräftigem Vordringen begriffen ist, sehr gut anwenden lassen. Ohne Zweifel wird so an der Grenze zwischen krankem und gesundem Holz reine Pilzvegetation herrschen, was auch durch die Versuchsergebnisse Bestätigung findet. — Bemerkenswert sind in diesem Zusammenhang auch die Versuche von Buller (4, S. 33 bis 36), der das Eindringen von Pilzhyphen in tote, unverletzte Zellen beobachtete, wenn zugleich auch Bakterien in Berührung mit den Zellen standen. Er stellte fest, daß Bakterien durchaus zurückgehalten wurden, und verlegt die Erklärung hierfür auf physikalisches Gebiet: bei dem Vorgang des Durchbohrens der Zellwand wird dadurch, daß in keinem Falle ein größeres Loch in der Zellwand entsteht, als dem Durchmesser der Hyphe entspricht, keinerlei Lücke geschaffen, die Bakterien zum Einwandern dienen könnte.

Nun bleiben aber in den Teilen des kranken Holzes, wo der Pilz sich nicht mehr in voller Lebenstätigkeit befindet, die Durchlochungen der verholzten, wenig elastischen Membranen erhalten, und bei weitgehender Zerstörung hat, worauf schon hingedeutet wurde, die Struktur des Gewebes meist dadurch stark gelitten, daß die Zellen infolge Auflösung der Mittellamellen des festen Verbandes verlustig gehen und schließlich Zerfall eintritt. Durch diese Veränderungen, die für erkranktes Holz typisch sind, scheint der Besiedelung des letzteren mit Bakterien nichts im Wege zu stehen. Aber auch in völlig zerfallenem Holz, aus dem sich Mycel isolieren ließ, konnten Bakterien nicht nachgewiesen werden (s. S. 407). Dies läßt vermuten, daß Bakterien dort nicht ihre Lebensbedingungen antreffen und vielleicht infolge von Stoffwechselprodukten des Pilzes nicht aufkommen. Man könnte hier daran denken, die bekannten Konkurrenzverhältnisse zwischen Bakterien und Pilzen bei gleichzeitiger Anwesenheit im Substrat auch in das erkrankte Holz als Schauplatz sich abspielender antagonistischer Beeinflussung der Organismen zu verlegen. Diese Vermutung würde nähere Untersuchung fordern; es ist z. B. wenig erforscht, was in chemischer Hinsicht in dem durch Pilzwirkung zersetzten Holz anzutreffen ist, und ob vielleicht hier irgendwelche Stoffe die Entwicklung von Bakterien zu verhindern imstande wären. Bei seinen Studien über Holzinfektionen mit parasitischen Pilzen kommt Wehmer (43, S. 569) zu der Ansicht, daß „das infizierte Holz eine chemisch und biologisch abweichende Beschaffenheit haben wird, die aus irgend einem Grunde drohende Bakterienkonkurrenz beseitigt“. —

Es erscheint schwierig, das hier zu einer Klärung der Frage geeignete Experiment anzustellen; im Anschluß an die Untersuchung des zersetzten Holzes in einem *Crataegus*-Stamm (Vers.-Nr. 4 S. 404) machte ich noch folgenden Versuch: Das Stammstück war nach Verwendung im Februar 1915 unter einer feuchten Glocke aufbewahrt worden. Dem morschen Teile des Stammes entnahm ich (Mai 1915) unter aseptischen Kautelen eine Anzahl Späne, brachte sie in Nährbouillon und überzeugte mich, daß auch jetzt nur Mycel den Spänen entsproß. 10 Späne wurden in sterilisierte, mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegte Petrischalen überführt, und am nächsten Tage, als ein feiner Mycelrasen sichtbar ward, wurden einige Späne mit je einer kleinen Öse *Prodigiosus*- bezw. *Pyocyaneus*-Bouillon beimpft. Nach weiteren 5 Tagen — das Mycel hatte sich

etwas weiterentwickelt — brachte ich die beimpften Späne in Gläser mit Nährbouillon. Es zeigte sich, daß die Bakterien durch die enge Berührung mit dem Mycel anscheinend nicht geschädigt waren, sie entwickelten sich lebhaft und ließen das Mycel in der Flüssigkeit nicht aufkommen. Dieses Resultat weist nur auf die hohe Empfindlichkeit des Mycels gegen Bakterienentwicklung hin, eine Erscheinung, die auch von Wehmer bei holzzerstörenden Pilzen beobachtet worden ist (43, S. 568). Daraus kann nicht gefolgert werden, daß auch im Holz die Bakterien die Oberhand gewinnen würden. Vielmehr dürfte dort eine Verkettung von Faktoren die Bakterienentwicklung verhindern, während im Versuch die Bakterien zu einseitig nur mit dem Mycel in Berührung kommen und der Vorgang der Holzzerstörung mit den verschiedenen chemischen Umsetzungen im Holz nicht in den Vordergrund tritt. Es würde des weiteren etwa zu beobachten sein, ob Bakterien, die dem pilzkranken Holz injiziert werden, sich darin lebensfähig erhalten können.

Die Kontrollkulturen, durch die ich mich überzeugte, daß die Nährlösung durch die Entwicklung des Mycels für Bakterienentwicklung nicht ungeeignet geworden war, zeigen ebenfalls die Überlegenheit der Bakterien über das Mycel unter den im Versuch gebotenen Bedingungen. Einen Einblick in diese Konkurrenzverhältnisse gewähren auch schon die fast bei allen Versuchen vereinzelt auftretenden infizierten Kulturen; hier war bei dem Isolieren der Späne aus dem verpilzten Holz offenbar nicht volle Asepsis gewahrt gewesen, und es entstand lebhafte Bakterienentwicklung, die jede Mycelbildung unterdrückte, während die unter aseptischen Kautelen gewonnenen Holzpartikel nur Pilzvegetation verursachten. —

Vermögen die mit erkranktem Holz vorgenommenen Versuche darzutun, daß in solchen Fällen der Pilz allein das Feld zu behaupten scheint, so wird indessen nicht zu bezweifeln sein, daß bei der endlichen Zersetzung der Holzsubstanz auch Bakterien mitwirken werden; nur dürfte — speziell in bezug auf Holz, das von Pilzen befallen ist — ihre Mitwirkung sich gewöhnlich erst sehr spät nach dem Zerstörungswerk der Pilze entfalten. —

Das Ergebnis, daß Bakterien in gesundem Splint- und Kernholz und auch in erkranktem Holz nicht nachzuweisen waren, steht in gewissem Gegensatz zu Erfahrungen, die Störmer (35, S. 134 bis 140) bei dem Studium von Obstbaumkrankheiten machte. Er

kommt zu dem Schluß, daß frühzeitig das Holz der Bäume von der Wurzel aus mit einer zunächst rein saprophytisch sich ernährenden Bakterienflora besiedelt wird, die bei herabgesetzter Widerstandsfähigkeit des Holzes geeignet sei, anderen Parasiten den Angriff zu erleichtern und wohl auch selbst Krankheiten zu verursachen. Die Art des Nachweises ist ähnlich der in vorliegender Arbeit geübten. So enthält nach Störmer das Kernholz erkrankter Kirschbäume stets Bakterien. Sie waren auch an solchen Stellen anzutreffen, die äußerlich gesund erschienen und einen sterilen Splint aufwiesen; schließlich soll auch das Holz junger, gesunder Bäume Bakterien beherbergt haben.

Diese Bakterien sind mir in meinen Versuchen nicht begegnet; das Kernholz der Kirsche wurde mehrfach untersucht, und auch das Splintholz der übrigen Holzgewächse war als steril zu betrachten.

II.

Wie weit vermögen Bakterien und Pilzsporen mit dem von einer Schnittfläche aufgenommenen Wasser in die Holzpflanzen einzudringen?

Bei gelegentlichen, in der pflanzenpathologischen Literatur verstreuten Erörterungen über die Bakterien als Erreger von Pflanzenkrankheiten ist in einigen Fällen auch des Transpirationsstromes im Hinblick auf die Frage gedacht, ob er etwa Bakterien, die in die Gefäße vorgedrungen sind, mit fortreißen und so zur Ausbreitung der Krankheit innerhalb der Pflanze beitragen könnte. — So hält z. B. Russell es für ausgeschlossen (33, S. 231), daß der Transpirationsstrom, der ja nur für den Transport gelöster Stoffe eingerichtet sei, solide Partikel wie Bakterien mit sich führen kann. Man darf aus der Darstellung vermuten, daß Russell dabei nur die krautigen Pflanzen ins Auge faßte und hinsichtlich der Wege, die dem aufsteigenden Wasserstrom in der Pflanze geboten sind, nicht an die oft auf ansehnliche Strecken ununterbrochenen Gefäße der Holzgewächse dachte. Es wird auch auf einen Versuch verwiesen (33, S. 231): der Stengel einer Pflanze — welcher Art, ist leider nicht angegeben — wurde mit seiner unteren Schnittfläche in eine dünne Bakterienaufschwemmung gestellt. Bei der darauffolgenden Untersuchung konnten im Gewebe des Stengels über dem Niveau der Aufschwemmung Bakterien nicht nachgewiesen werden.

Immerhin hält Russell einen geringen Aufstieg beim Ausgleich des oft in den Gefäßen herrschenden negativen Druckes für möglich. — Alfred Fischer meint (13, S. 280), daß ein Verschleppen von Bakterien in den Gefäßen bei frischem Schnitt wohl stattfinden könne, da auch Quecksilber emporsteige. —

Ich versuchte im folgenden der Frage auf experimentellem Wege näher zu treten.

In der einen Versuchsreihe stellte ich beblätterte Zweige von Holzpflanzen in dünne Aufschwemmungen von Bakterien bezw. Pilzsporen, so daß die transpirierenden Zweige den Wasserverlust aus den Aufschwemmungen ersetzen mußten. Um zu ermitteln, wie weit die Mikroorganismen im Holz mitgeführt worden waren, entnahm ich dann unter aseptischen Vorsichtsmaßregeln einzelne Späne aus verschiedenen Höhen der Zweige und brachte sie in Nährsubstrat (Bouillon und Nähragar; Zusammensetzung s. S. 395 i. Abschn. I). Gelangten dann die Bakterien der Aufschwemmung in den Kulturen mit den Holzspänen zur Entwicklung, so konnte geschlossen werden, daß sie bis zu der betreffenden Höhe im Zweig mit aufgestiegen waren. Selbstverständlich war bei diesen Arbeiten peinliche Sauberkeit zu beobachten.

In der 2. Versuchsreihe preßte ich Bakterienaufschwemmung unter Druck durch Zweigstücke von wechselnder Länge. Indem ich dann die aus dem Ende des Zweigstückes austretende Flüssigkeit daraufhin prüfte, ob sie die Bakterien der hindurchgepreßten Aufschwemmung enthielt oder steril war, konnte ich feststellen, bei welcher Länge des Zweiges die Leitungsbahnen im Holz noch für bakterienhaltiges Wasser passierbar gewesen waren. Zu diesen Druckversuchen wurde auch älteres Splintholz herangezogen, während es sich bei den Transpirationsversuchen ausschließlich um jüngere Zweige handelte. Die Mehrzahl der Versuche wurde mit Bakterienaufschwemmungen vorgenommen, da sich herausstellte, daß Pilzsporen sich analog den Bakterien verhielten.

Für die Herstellung der Aufschwemmungen sowohl bei den Transpirations- wie auch bei den Druckversuchen wurden die Chromobakterien *Bact. prodigiosum* und *Bact. pyocyaneum* verwendet; sie sind in flüssigem wie auf festem Nährsubstrat leicht zu diagnostizieren. Sich hier solcher Bakterien zu bedienen, erschien deshalb in methodischer Hinsicht erforderlich, weil es sich bei der Versuchsanordnung — die im einzelnen bei den Versuchen selbst darzulegen sein wird — nicht immer ganz vermeiden ließ, daß die

Aufschwemmungen durch Berührung mit der Luft, mit den Versuchsobjekten usw. durch fremde Keime verunreinigt wurden. Für die Beurteilung der von den isolierten Holzspänen ausgehenden Bakterienentwicklung war es aber wesentlich, daß sich ein bestimmtes, leicht erkennbares Bakterium nachweisen ließ. Es gelang übrigens, solche Verunreinigungen nach einiger Übung auf ein Mindestmaß herabzusetzen. Stark verunreinigte Kulturen waren natürlich von der Beurteilung ausgeschlossen.

Als Aufschwemmung bezeichne ich Kulturen in verdünnter Bouillon, die eben deutlich getrübt waren. Die Herstellung von Pilzsporenaufschwemmung erforderte einige besondere Maßnahmen, über die eingangs der betr. Versuche berichtet werden soll. —

A. Aufsteigen von Bakterien mit dem Transpirationsstrom.

Die Versuchsanordnung war hier sehr einfach. Die frisch abgeschnittenen Zweige erhielten nach ½—1 stündigem Stehen in Wasser mit dem Rasiermesser unter Wasser eine neue Schnittfläche und wurden darauf in zylindrische, die Aufschwemmung enthaltende Gläschen gestellt. Sie tauchten 2—3 cm tief ein. Die Öffnung des Glases wurde mit Watte abgedichtet. Angaben über Zeit, aufgenommene Flüssigkeitsmengen u. a. finden sich bei den Einzelversuchen.

War anzunehmen, daß die Zweige keine Flüssigkeit mehr aufnahmen, so wurden sie entblättert, mit Wasser und Seife kräftig abgebürstet, darauf mit Alkohol und Äther abgerieben und über der Flamme des Bunsenbrenners flüchtig abgeflammt. Im Hansenschen Kasten entnahm ich dann mit sterilen Instrumenten dem Holzkörper in verschiedenen Höhen des Zweiges einige Späne und legte sie auf Platten mit Nähragar. Die Plattenkulturen fanden Aufstellung im Wärmezimmer (25° C), und vom 3.–5. Tage konnte nach Entstehen oder Ausbleiben von Kolonien des *B. prodigiosum* bezw. *pyocyaneum* festgestellt werden, in welcher Entfernung von der Schnittfläche aus das Holz bakterienhaltig war. Ich zog das feste Nährsubstrat deshalb vor, weil hier die Farbstoffbildung der Bakterien früher und sicherer erkannt wird als in flüssigen Nährmedien.

Ich hatte nun anfangs die Zweige nicht unter Wasser abgeschnitten, sondern nur — allerdings fast momentan — nach dem Durchschneiden in Wasser gestellt und dort die Schnittfläche er-

neuert. Es zeigte sich, daß die beim Abschneiden der Zweige eingedrungene Luft, die zum Ausgleich des bekanntlich meist in transpirierenden Zweigen herrschenden negativen Druckes die Leitungsbahnen injiziert, den Wasseraufstieg zu weitgehend störte, als daß Aussicht bestand, maximale Steighöhen der Bakterien zu erreichen. Ich trennte daher die Zweige später unter Wasser vom Stamm. Da nun bei den anderen Zweigen immerhin noch mäßige Flüssigkeitsaufnahme erfolgte und auch Bakterien mit aufgestiegen waren, brauchten die Resultate nicht ganz verworfen zu werden und wurden in die Tabellen mit aufgenommen. Es ist auf die unter Wasser abgeschnittenen Zweige in den Tabellen besonders hingewiesen. Um letztere möglichst einfach gestalten zu können, sei vorausbemerkt, daß die Zahlen in vertikaler Anordnung angeben, aus welcher Entfernung in Zentimetern von der Schnittfläche aus die Späne in den Kulturen stammten; dahinter ist durch + oder — vermerkt, ob sich Kolonien des *B. prodigiosum* bezw. *pyocyaneum* entwickelt hatten oder die Platten steril blieben. Die Angaben über aufgenommene Flüssigkeitsmengen sind nicht als Messungen zu verstehen, sondern wurden nur schätzungsweise gewonnen; sie mögen illustrieren, ob die Wasseraufnahme lebhaft oder vermindert vor sich gegangen war. —

1) *Evonymus japonicus.*

Ich begann im Winter mit Gewächshauspflanzen, die nicht besonders gut transpirierten. — Die Länge der 6 Zweige von *E.* schwankte zwischen 35—60 cm, ihr Alter betrug 3—5 Jahre. Sie standen 24 Stunden mit der Aufschwemmung in Berührung; Zweige 1—4 nahmen nur wenig auf, Zweige 5 und 6, unter Wasser abgeschnitten, nahmen je 15 ccm auf.

1		2		3		4		5		6	
5 cm	+	5 cm	+	8 cm	+	5 cm	+	6 cm	+	8 cm	+
15 „	—	12 „	+	19 „	—	11 „	—	12 „	—	11 „	—
25 „	—	20 „	—	—		—		21 „	—	27 „	—

Nur in einem Falle war ein Vordringen über 10 cm erfolgt. Die unter Wasser abgeschnittenen Zweige hatten bedeutend mehr Flüssigkeit aufgenommen; doch war über 10 cm hinaus das Holz steril.

Bedeutend weiteres Vordringen war bei den folgenden Versuchen mit jüngeren Zweigen der ebenfalls im Gewächshaus gezogenen Steineiche zu beobachten.

2) *Quercus Ilex.*

Drei Zweigen war eine Aufschwemmung von *Bact. prodigiosum,* zwei weiteren eine solche von *B. pyocyaneum* geboten; letztere waren unter Wasser abgeschnitten worden. — Länge der Zweige: 45—60 cm. Durchschnittl. Alter: 6 Jahre. Die Schnittflächen der Zweige 1—3 tauchten 24 Stunden in die Aufschwemmung ein und nahmen nur wenig auf; bei den Zweigen 4 und 5 betrug die Menge der aufgenommenen Flüssigkeit je 10 ccm.

1		2		3		4		5	
5 cm	+	5 cm	+	10 cm	+	8 cm	+	7 cm	+
12 „	+	20 „	+	25 „	+	18 „	+	17 „	+
30 „	+	30 „	—	30 „	+	28 „	—	27 „	+

In zwei Fällen waren die Bakterien hier noch bis 30 cm von der Schnittfläche entfernt nachzuweisen. Die an Luft und unter Wasser abgeschnittenen zeigen unterschiedliche Resultate nur bezüglich der aufgenommenen Flüssigkeitsmengen. Deutlich erkennbar war die Wirkung des Abschneidens unter Wasser bei Pappelzweigen. Diese und alle folgenden Versuche wurden im Sommer bei durchschnittlich guten Transpirationsbedingungen vorgenommen. Ich verzeichne zunächst die Ergebnisse mit Zweigen, deren Schnittflächen mit Luft in Berührung gewesen waren, unter 3a.

3) *Populus nigra.*

a) Sechs Zweige, meist einjährige Stammschößlinge. Länge 60 bis 90 cm. Sie nahmen während 24 Stunden je 8 ccm auf.

1		2		3		4		5		6	
6 cm	+	6 cm	+	5 cm	+	5 cm	+	4 cm	+	5 cm	+
18 „	+	12 „	+	10 „	+	10 „	—	12 „	—	14 „	+
28 „	—			21 „	+			22 „	—		

War es schwer, aus diesem Ergebnis die Grenze zu erkennen, bis zu der noch Bakterien in jungen Pappelzweigen mitgeführt

wurden, so ließen die Versuche mit 4 weiteren, unter Wasser vom Stamm getrennten Zweigen erkennen, daß diese Grenze ungefähr bei 20 cm zu setzen ist.

b) Vier Zweige, bis zu 70 cm lang. Sie nahmen während 20 Stunden je 10 ccm *Pyocyaneus*-Bouillon auf.

1		2		3		4	
5 cm	+	5 cm	+	5 cm	+	5 cm	+
12 „	+	14 „	+	12 „	+	12 „	+
20 „	+	22 „	—	20 „	+	25 „	—

Sämtlich unter Wasser abgeschnitten wurden fünf 2jährige Zweige von 4) *Salix caprea.* Sie transpirierten lebhaft und nahmen während 24 Stunden je 15—20 ccm Bakterienaufschwemmung auf; ihre Blätter waren während dieser Zeit völlig frisch geblieben.

1		2		3		4		5	
4 cm	+	5 cm	+	8 cm	+	7 cm	+	6 cm	+
9 „	+	16 „	+	20 „	—	16 „	+	14 „	+
20 „	—	23 „	—			27 „	—	22 „	—

Die Strecke, innerhalb der Bakterien im Holz vordringen können, hält sich hier offenbar unter 20 cm.

Das gleiche kann über die Ergebnisse mit vier 2jährigen Zweigen von *Corylus maxima* ausgesagt werden. Hier machte sich auch die Wirkung des Abschneidens unter Wasser wieder deutlich bemerkbar; die Zweige 1 und 2, deren Schnittflächen mit Luft in Berührung gewesen waren, nahmen 5 ccm, die Zweige 3 und 4, unter Wasser abgeschnitten, etwa 15 ccm auf (24 Stunden).

5) *Corylus maxima.*

1		2		3		4	
4 cm	+	3 cm	+	5 cm	+	5 cm	+
10 „	—	9 „	—	11 „	+	11 „	+
18 „	—	17 „	—	20 „	—	18 „	—

Auf verhältnismäßig kurze Strecken hin wurden die Bakterien auch in Ahornzweigen mitgeführt. Die Zweige waren 5 und 6 Jahre alt; während 24 Stunden nahmen 1—4 je 8 ccm, 5 und 6, unter Wasser abgeschnitten, je 15 ccm Aufschwemmung auf.

6) *Acer platanoides* (1, 2) und *Acer Lobeli* (3—6).

1		2		3		4		5		6	
6 cm	+	3 cm	—	3 cm	+	3 cm	+	5 cm	+	3 cm	+
12 „	—	13 „	—	10 „	+	7 „	+	12 „	+	17 „	+
22 „	—	25 „	—	17 „	—	17 „	—	22 „	—	28 „	—

Es dürfte hier die Grenze für das Vordringen von Bakterien mit dem Wasser etwa bei 20 cm Entfernung von der Schnittfläche aus zu setzen sein. —

Unter den Holzgewächsen ist die Eiche dafür bekannt, sehr lange Gefäße — bis zu einigen Metern — zu besitzen. Auch zeichnen sich die Gefäße, wie die mikroskopische Betrachtung eines Zweigquerschnittes ergibt, durch besondere Weite aus, namentlich im Vergleich zu denen von *Acer*, *Corylus* u. a. Es war zu vermuten, daß Bakterien hier besonders weit mit dem Wasser in den Leitungsbahnen vordringen würden.

Vier jüngere Zweige, bis zu 70 cm Länge und im Alter bis zu 6 Jahren, wurden unter Wasser um etwa 10 cm gekürzt und, mit neuen Schnittflächen versehen, in dünne Bakterienbouillon gestellt. Sie nahmen während 15 Stunden je 10—20 ccm Flüssigkeit auf. Ihre Blätter waren vollkommen turgeszent geblieben.

7) *Quercus pedunculata.*

1		2		3		4	
7 cm	+	4 cm	+	3 cm	+	4 cm	+
17 „	+	16 „	+	12 „	+	10 „	+
37 „	—	32 „	+ [1]	24 „	+	18 „	+ [1]

[1] Die Späne entstammten einem Seitenzweig. Es ist damit gezeigt, daß die Bakterien auch mit in die Verzweigungen übergehen können.

8) Zweige von *Quercus pedunculata* wurden noch zu folgendem Versuch verwendet, durch den erwiesen wurde, daß Bakterien auch bei umgekehrt gerichtetem Transpirationsstrom in den Gefäßen mit fortbewegt werden.

Zwei 6jährige Zweige, 60 und 100 cm lang, mit je einem kräftigen Seitenzweig, wurden unter Wasser vom Stamme getrennt, sodann verschloß ich die Schnittflächen mit Baumwachs und schnitt die Seitenzweige ungefähr in ihrer halben Länge unter Wasser durch. Diese Schnittflächen tauchten dann in die Bakterienaufschwemmungen ein. Die Zweige nahmen während 22 Stunden je 20 ccm Flüssigkeit auf; ihre Blätter waren vollkommen frisch geblieben. Ich untersuchte darauf sowohl die Seitenzweige (s) wie auch die Hauptzweige (h) auf das Vorhandensein der Bakterien im Holz. Die Zahlen neben s geben die Entfernung in Zentimetern von der Schnittfläche des Seitenzweiges, die neben h die Entfernung von der ursprünglichen, verschlossenen Schnittfläche an.

(*Quercus pedunculata.*)

Zweig 1			Zweig 2		
s	13 cm	+	s	12 cm	+
	Gabelstelle	—		Gabelstelle	+
h	6 cm, 17 cm	—	h	22 cm, 50 cm	—

Der Transpirationsstrom hatte sich in entgegengesetzter Richtung im Seitenzweig bewegt und in einem Falle Bakterien bis zur Verzweigungsstelle mitgeführt; die Leitungsbahnen der Hauptzweige waren anscheinend frei von Bakterien geblieben.

Wie bei der Eiche, so erreichen auch bei den Lianen die Gefäße bedeutende Länge. Es war zu erwarten, daß auch hier die Bakterien auf größere Strecken hin mitgeführt werden würden, zumal z. B. *Aristolochia* auch über sehr weite Gefäße verfügt. Im folgenden sind die Ergebnisse mit einigen Vertretern der Lianen verzeichnet.

9) Versuche mit Lianen.

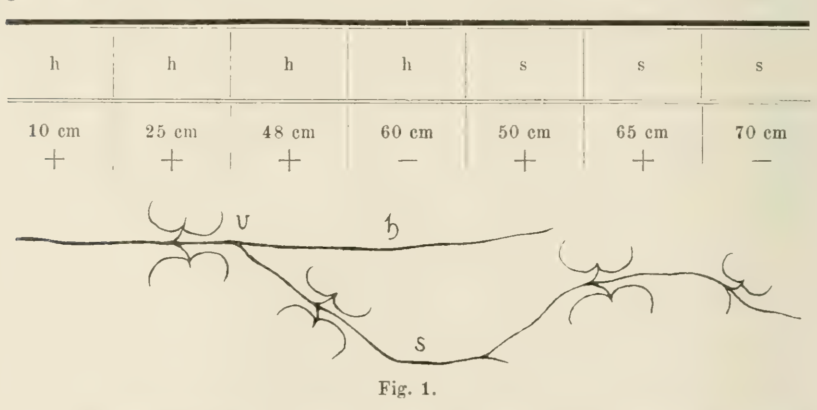
a) Ein 1jähriger Zweig von *Clematis vitalba*, 1 m lang, unter Wasser abgeschnitten und mit frischer Schnittfläche in dünne Aufschwemmung von *B. prodigiosum* gestellt, nahm in 10 Stunden 10 ccm auf. Nur die jüngsten Blätter waren etwas angewelkt. —

Die Bakterien wurden in 15 cm Höhe des Stengels nachgewiesen; Gewebepartikel aus 25, 40, 70 cm Höhe waren steril.

b) Ein 1jähriger Zweig von *Vitis Labrusca*, 1 m lang, unter gleichen Bedingungen behandelt, nahm in 20 Stunden 12 ccm Bakterienaufschwemmung auf. Die Blätter waren mit Ausnahme der jüngsten turgeszent geblieben. In 10, 20 und 25 cm Höhe des Stengels wurden darauf die Bakterien vorgefunden; in 35, 50 und 60 cm Entfernung von der Schnittfläche waren die Leitungsbahnen steril.

c) *Aristolochia sipho.*

Ein gegabeltes, 3jähriges Zweigstück wurde unter Wasser abgeschnitten; der Hauptzweig (h) war 75 cm lang, der 70 cm lange Seitenzweig (s) setzte in 45 cm Entfernung von der Schnittfläche aus an. Der Zweig wurde nach 1stündigem Stehen in Wasser mit neuer Schnittfläche versehen, in Aufschwemmung von *B. prodigiosum* gestellt und nahm während 20 Stunden 25 ccm auf. Die Blätter hatten sich vollkommen frisch erhalten. In der Tabelle sind alle Entfernungen in Zentimetern von der Schnittfläche aus gemessen.



h	h	h	h	s	s	s
10 cm	25 cm	48 cm	60 cm	50 cm	65 cm	70 cm
+	+	+	—	+	+	—

Fig. 1.

Die Untersuchung ergab, daß Bakterien im Hauptzweig bis über die Gabelstelle *v* hinaus (s. schemat. Skizze, Fig. 1) anzutreffen und eine beträchtliche Strecke auch im Seitenzweig vorgedrungen waren.

d) Ein gleicher Versuch wurde mit einem 1jährigen Zweig von *Aristolochia sipho* vorgenommen. Der Zweig nahm in 10 Stunden 8 ccm Aufschwemmung auf. In 16 cm Entfernung von der Schnittfläche aus waren die Bakterien im Zweig nachzuweisen, während

Gewebepartikel aus 30 und 40 cm Entfernung und aus einer Verzweigung sich als steril erwiesen. —

Es erhellt aus diesen Versuchen, daß bei den Lianen die Bakterien am weitesten im Leitungssystem mitgeführt wurden. Vielleicht hätten bei Verwendung älterer Zweige noch größere Strecken festgestellt werden können. —

Waren bisher ausschließlich Zweige von Laubhölzern zu den Versuchen ausgewählt worden, so erschien es erwünscht, auch für das Holz von Nadelhölzern festzustellen, ob Bakterien mit dem aufgenommenen Wasser vordringen können.

Ein negatives Resultat war hier vorauszusehen, da sich die Leitbahnen des Wassers bei den Koniferen aus relativ kurzen Tracheiden aufbauen, die nur für gelöste Stoffe durchlässig sind. Trotzdem führte ich einen Kontrollversuch aus. Zwei je $^1/_2$ m lange, an ihrem Grunde 1 cm starke Zweige von 10) *Taxus baccata* wurden unter Wasser vom Stamme getrennt, mit sauberer Schnittfläche versehen und in dünne Aufschwemmung von *B. prodigiosum* gestellt. Sie nahmen während 24 Stunden die gebotene Flüssigkeit — je 20 ccm — vollständig auf. Das Holz des einen Zweiges war in 2, 4 und 6 cm Entfernung von der Schnittfläche aus völlig steril; dem anderen Zweig entnahm ich Späne aus den Höhen 2, 10 und 20 cm. Nur die Späne aus 2 cm Höhe verursachten auf den Platten Entwicklung von *B. prodigiosum*. Diese Infektion stammte sicherlich von der Außenfläche des Zweiges, die mit der Aufschwemmung in Berührung gestanden hatte. Die Späne aus 10 und 20 cm Höhe waren steril. — Die in beträchtlicher Menge aufgenommene Bakterienbouillon war hier offenbar sehr nahe über der Schnittfläche vollkommen filtriert worden und gänzlich bakterienfrei im Holz weiter aufgestiegen. —

B. Bakterienaufschwemmung wird unter Druck durch Zweigstücke gepreßt.

Zur weiteren Entscheidung der Frage, ob mit dem Wasser auch Bakterien das Leitungssystem von Holzpflanzen zu passieren vermögen, versuchte ich unabhängig vom Transpirationsstrom die Aufschwemmung unter Druck durch jüngere, lebende Zweigstücke zu pressen.

Die Versuchsanordnung sei — unter Hinweis auf umstehende Skizze — kurz dargelegt: Auf den kurzen Schenkel *k* eines U-förmigen

Rohres von 18 mm lichter Weite und der Länge 24 cm des langen und 7 cm des kurzen Schenkels konnte ein durchbohrter Gummistopfen aufgesetzt werden, der das untere Ende des Versuchszweiges *z* druckdicht umschloß. Vor Einsetzen des Stopfens mit dem Zweig wurde das U-Rohr bis zu den Umbiegungsstellen der Schenkel mit Quecksilber gefüllt, darauf die Bakterienaufschwemmung in den kurzen Schenkel eingegossen, und dann der den Zweig tragende Stopfen fest eingefügt. Der lange Schenkel *l* konnte darauf zwecks Druckwirkung auf die Aufschwemmung beliebig hoch mit Quecksilber gefüllt werden. Auf das obere Ende des Zweigstückes wurde mittels kurzen Gummischlauches ein sich verjüngendes Glasröhrchen *g* aufgeschoben und die Stelle, wo das Schlauchstück das Zweigende umschloß, mit festem Drahtverband versehen. Das Glasröhrchen wurde zuletzt über dem Bunsenbrenner umgebogen, bis es die in der Figur veranschaulichte Neigung einnahm. Das Ende des Röhrchens ragte durch einen Wattepfropfen, der zugleich den nötigen Halt verlieh, in ein kleines Reagenzrohr *r*, das zur Aufnahme der das Zweigstück passierenden Flüssigkeit diente.

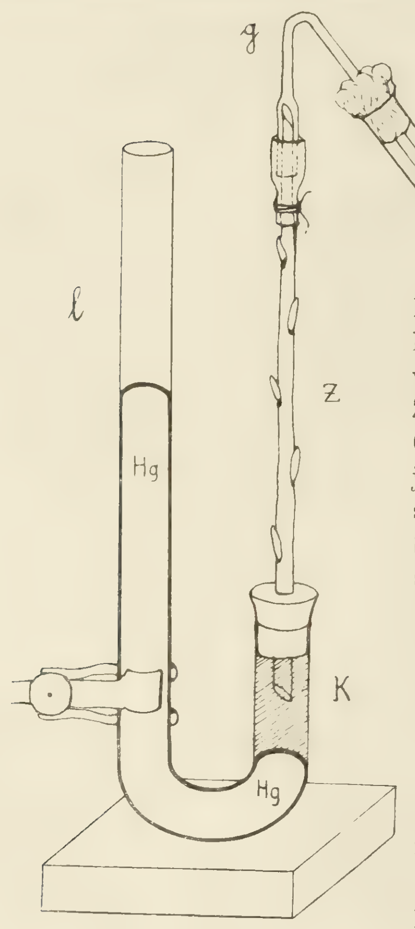


Fig. 2 (1/3 natürl. Größe).

U-Rohr und Gummistopfen erfuhren vor jedem Versuch eine sorgfältige Reinigung mit Alkohol und sterilisiertem Wasser, während das Glasröhrchen und das Aufnahmegefäß in der üblichen Weise im Dampfraum sterilisiert wurden. Das Quecksilber wurde nach jedesmaligem Gebrauch mit Alkohol (60 %) und Wasser gut ausgewaschen. Ich überzeugte mich, daß die Berührung der Auf-

schwemmung mit dem Quecksilber keinen schädlichen Einfluß auf die Bakterien hatte. Das Zweigstück selbst wurde vor Einfügen in den Apparat besonders an seinen Enden mit Alkohol und Äther abgerieben und mit schräg verlaufenden Schnittflächen versehen.

Die Untersuchung der durch das Zweigstück filtrierten Flüssigkeit auf das Vorhandensein der Kontrollbakterien (*B. prodigiosum*, zuweilen auch *B. pyocyaneum*) geschah auf die Weise, daß ich entweder das vorgeschaltete Reagenzgläschen nur als Auffangegefäß benutzte und aus ihm dann auf geeignetes Nährsubstrat abimpfte, oder daß ich die austretende Flüssigkeit in sterilisierte, mit etwas Nährbouillon gefüllte Vorlagegläser tropfen ließ, in denen dann die Bakterien des Filtrats zur Entwicklung gelangen konnten. Zur größeren Sicherheit konnten diese Vorlagen während eines Versuches einige Male gewechselt werden.

Selbstverständlich sind die Versuche ausgeschaltet, über die wegen der nicht immer zu vermeidenden Fremdinfektion der Aufschwemmung oder des Filtrats kein eindeutiges Urteil möglich war.

In der eben beschriebenen Weise führte ich zuerst eine Reihe von Versuchen mit jüngeren Zweigstücken von *Corylus* und *Populus* aus. Die Versuchsdaten und Resultate sind in Tabellen niedergelegt. Für die aus dem oberen Ende austretende Flüssigkeit sei der Ausdruck „Filtrat" verwendet. Die Filtratmengen sind auf ganze Zahlen abgerundet. Die „Dichte" der Bakterien in der Ausgangsaufschwemmung war so, daß die Flüssigkeit deutlich getrübt erschien. In der letzten Vertikalreihe der Tabellen ist durch + oder — angedeutet, ob das Filtrat bakterienhaltig bezw. steril war.

1. Versuche mit Zweigstücken von *Corylus maxima*.

(Es handelte sich fast durchweg um Stammschößlinge.)

Versuch Nr.	Zweigstück		Druck mm Hg	Dauer des Versuchs	Filtrat	
	Länge	Alter			Menge	*Bact. prod.*: + steril: —
1	28 cm	1 Jahr	200	6 Stunden	3 ccm	—
2	25 „	2 Jahre	200	5 „	3 „	—
3	8 „	1 Jahr	200	6 „	5 „	+
4	9 „	2 Jahre	100	4 „	5 „	+
5	27 „	1 Jahr	200	10 „	2 „	—
6	29 „	1 „	200	10 „	2 „	—

Aus dem Holzkörper der Zweige 5 und 6 wurden auf die schon früher geübte Methode einzelne Späne aus verschiedenen Entfernungen von der Schnittfläche entnommen und auf Nähragarplatten gebracht. Es ergab sich, daß die Bakterien bis zu 6 und 9 cm mitgeführt worden waren; die Späne aus 15 und 20 cm Höhe erwiesen sich als steril. Wir sehen aus der Tabelle, daß nur bei einer gewissen Länge der Zweigstücke die Bakterien die Leitungsbahnen in voller Ausdehnung mit passiert hatten. Waren die Zweige länger als 8 und 9 cm, so zeigte sich das Filtrat vollkommen bakterienfrei. Wir dürfen annehmen, daß in diesen Fällen unperforierte Querwände in die Leitungsbahnen eingeschaltet waren, die nur die Flüssigkeit hindurchließen, solide Partikel aber — so auch Bakterien — zurückhielten. Jedoch auch auf dem Wege durch die kurzen Zweigstücke hatte eine Filtration der Bakterienaufschwemmung stattgefunden; während letztere vor dem Passieren des Zweiges deutlich getrübt erschien, sammelte sich dann in dem Auffangeglas eine völlig klare Flüssigkeit an, und erst durch Abimpfen überzeugte ich mich, daß Bakterien vorhanden waren. Die Ursachen für diese Erscheinung werde ich später darzulegen versuchen (vgl. die ergänzende Betrachtung am Schluß dieses Abschnittes, S. 436). Betrachten wir das Ergebnis mit *Corylus*-Zweigen bei den Transpirationsversuchen — das Holz über 11 cm von der Schnittfläche aus war steril —, so kann zunächst folgendes festgestellt werden: es wird derselbe Erfolg erzielt, gleichviel ob einerseits die Aufnahme der bakterienhaltigen Flüssigkeit durch die Kräfte erfolgte, die den Transpirationsstrom aufwärts leiten, oder andererseits die Flüssigkeit gewaltsam durch das Holz getrieben wurde: oberhalb bestimmter Strecken, die den ununterbrochenen Gefäßstrecken entsprechen dürften, war die Flüssigkeit völlig von den Bakterien befreit. — Etwas präziser noch treten diese Verhältnisse bei den folgenden Versuchen mit Pappelzweigen hervor.

2. Versuche mit Zweigstücken von *Populus nigra*.

Versuch Nr.	Zweigstück		Druck mm Hg	Dauer des Versuchs	Filtrat	
	Länge	Alter			Menge	*Bact. prod.*: + steril: —
1	28 cm	1 Jahr	200	8 Stunden	8 ccm	—
2	27 „	1 „	200	10 „	8 „	—
3	25 „	1 „	200	8 „	5 „	—

(Fortsetzung von 2.)

Versuch Nr.	Zweigstück		Druck mm Hg	Dauer des Versuchs	Filtrat	
	Länge	Alter			Menge	mit Bakt.: + steril: —
4	20 cm	3 Jahre	150	1 Stunde	2 ccm	—
5	18 „	3 „	150	1 „	3 „	+
6	16 „	3 „	100	2 Stunden	6 „	+
7	16 „	4 „	100	2 „	6 „	+
8	14 „	3 „	150	1 Stunde	3 „	+
9	10 „	2 „	150	1 „	2 „	+
10	8 „	1 Jahr	200	6 Stunden	7 „	+

Anmerkung: In den Versuchen 6 und 7 gelangte *Bact. fluorescens* in Aufschwemmung zur Verwendung, in allen übrigen *Bact. prodigiosum*.

Bei diesen Versuchen erwies sich das Filtrat als steril, sobald die Zweigstücke die Länge von 20 cm überschritten. Wir können daher annehmen, daß in jüngeren Pappelzweigen ununterbrochene Gefäßstrecken bis zu ungefähr 20 cm Länge vorhanden sind. Bei den Transpirationsversuchen mit Pappelzweigen war ermittelt worden (vgl. S. 422), daß Bakterien bis zu 20 cm Entfernung von der Schnittfläche aus mitgeführt wurden. Beide Versuchsmethoden haben hier zu ziemlich übereinstimmenden Resultaten geführt. Um festzustellen, von wo ab bei den Druckversuchen die Leitungsbahnen sterile Flüssigkeit führten, entnahm ich den Zweigen 1 und 2 nach dem Versuch einzelne Späne und überführte sie auf Agarplatten; in Zweig 1 war das Holz in 5 cm Höhe bakterienhaltig, in 17 cm Höhe steril, in Zweig 2 konnten die Bakterien in 4 und 16 cm Höhe nachgewiesen werden, Späne aus 22 cm Entfernung von der unteren Schnittfläche waren steril. — Die Angaben über die Filtratmengen lassen keine bestimmten Beziehungen zur Versuchsdauer, zu Alter und Länge der Zweige erkennen. Sicherlich handelt es sich hier um individuelle Schwankungen im Verhalten der verschiedenen Zweige.

Ich berichte im Anschluß noch über einige Erfahrungen mit Eichenholz, das sich durch lange und weite Gefäße auszeichnet.

3. Versuche mit Zweigen von *Quercus pedunculata* v. *fastigiata*.

a) Stark getrübte *Prodigiosus*-Bouillon wurde unter 150 mm Quecksilberdruck durch zwei 3jährige Zweigstücke in Länge von

9 und 28 cm gepreßt; durch ersteres tropfte innerhalb 10 Minuten eine erhebliche Menge deutlich trüber Flüssigkeit, durch letzteres filtrierten in 5 Stunden ca. 8 ccm klare Flüssigkeit. Durch Abimpfen überzeugte ich mich, daß die Bakterien in beiden Fällen die Zweigstücke in ganzer Länge passiert hatten.

b) Durch ein 6jähriges Zweigstück von 50 cm Länge wurde unter 200 mm Druck mäßig trübe Bakterienbouillon gepreßt. Nach 2 Stunden waren ca. 10 ccm deutlich trüber Flüssigkeit aus dem Zweigende getropft, die Kontrollbakterien in großen Mengen enthaltend.

Wir schließen aus den Beobachtungen, daß hier der Bakterienflüssigkeit ununterbrochene Gefäßstrecken zur Verfügung standen. Im Gegensatz zu den analogen Versuchen mit Pappelzweigen, bei denen auch aus kurzen Zweigstücken ein klares Filtrat austrat, war hier ein viel geringerer Widerstand auf dem Weg durch die Gefäße zu überwinden, was offenbar deren größerem Durchmesser zuzuschreiben sein wird. — Wahrscheinlich hätten, um nicht nur ein klares, sondern auch bakterienfreies Filtrat zu erzielen, bedeutend längere Zweige verwendet werden müssen, da die Länge der Gefäße bei der Eiche mehrere Meter erreichen kann (Strasburger, 39, S. 54). —

Bisher war bei unseren Versuchen nur jüngeres Splintholz berücksichtigt worden. Es fragt sich nun, ob auch die Leitbahnen älterer Jahresringe, sofern sie überhaupt noch funktionsfähig sind, bakterienhaltiges Wasser passieren lassen. Einige Versuche geben darüber Aufschluß.

4. Die Leitbahnen älterer Jahresringe des Eichenholzes *(Quercus pedunculata* v. *fastigiata)* als Wege der Bakterienaufschwemmung.

Die Versuchsanordnung war hier im Prinzip die gleiche wie bei den Druckversuchen; um aber der Flüssigkeit den Weg durch bestimmte Jahresringzonen vorzuschreiben, nahm der Gummistopfen einen nur über einige Jahresringe sich erstreckenden Zapfen *z* der Holzsäule auf, wie durch nebenstehende Skizze (Fig. 3) veranschaulicht wird. Das obere Ende der Holzsäule wurde so zugeschnitten, daß auf jeden Fall der Querschnitt die Endigungen der im unteren Zapfen umschlossenen Gefäßbahnen in sich faßte; es erhielt eine saubere Schnittfläche und wurde nach flüchtigem Abflammen mit einem Gläschen überdeckt. Zum Nachweis des

Vorhandenseins der Kontrollbakterien in der austretenden Flüssigkeit wurde einfach von der oberen Schnittfläche auf verschiedenes Nährsubstrat abgeimpft. Als Kontrollbakterium diente *B. pyocyaneum* in mäßig trüber Bouillon. Die Länge der Holzsäulen betrug in allen Fällen 20 cm.

a) Der Zapfen umfaßt die drei innersten Jahresringe eines 7jährigen Zweiges. Unter Wirkung von 40 mm Druck tritt aus der oberen Schnittfläche reichlich bakterienhaltige Flüssigkeit aus.

b) Es handelt sich um ein 24 Jahre altes Aststück mit 16 Jahresringen Splintholz. Der Bakterienflüssigkeit war der Weg durch den 3., 4. und 5. Splintring — vom Kern aus gerechnet — vorgeschrieben. Unter dem Druck von 150 mm Hg tritt am oberen Ende des Zapfens sofort eine reichliche Menge Flüssigkeit aus, in der *B. pyocyaneum* nachgewiesen wird.

c) Die Holzsäule entstammt demselben Aststück wie bei b); der Zapfen umfaßt jetzt die letzten 4 Splintringe vor dem Kernholz sowie ein schmales Kernsegment. Unter 100 mm Druck tritt sofort Flüssigkeit am oberen Ende der Holzsäule aus, jedoch nur etwa 1/2 ccm. Darauf schien die Durchlässigkeit des Holzes erschöpft zu sein; das Quecksilberniveau blieb 3 Stunden in gleicher Höhe. Abimpfen von der filtrierten Flüssigkeit ergab Anwesenheit des *Bact. pyocyaneum.* —

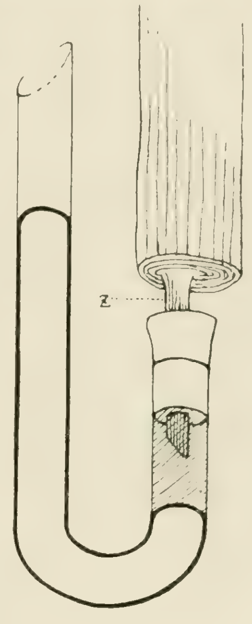


Fig. 3.

d) Die Holzsäule besteht nur aus Kernholz. Trotz eines Druckes von 200 mm Hg auf die Bakterienaufschwemmung erfolgt keine Filtration; der Stand des Quecksilbers im U-Rohr bleibt 24 Stunden unverändert. Das Holz wird nach Abflammen und sorgfältiger Reinigung des mit der Bakterienaufschwemmung in Berührung gewesenen Teiles im Hansenschen Kasten unter aseptischen Vorsichtsmaßregeln gespalten und eine Reihe von Spänen aus verschiedener Entfernung von der unteren Schnittfläche (0,5 cm, 1 cm, 10 cm) auf Agarplatten überführt. Die Platten blieben steril. —

Aus diesen Ergebnissen ist zu ersehen, daß die Leitbahnen älteren Splintholzes für Bakterienaufschwemmung noch passierbar waren, doch erschien die Durchlässigkeit in den ältesten Zonen

des Splintes erheblich vermindert. Das Kernholz hatte sich als gänzlich unwegsam erwiesen. —

C. Versuche mit Pilzsporen.

(Aspergillus niger.)

Hatte sich bis jetzt bei unserer Frage das Hauptinteresse dem Verhalten von Bakterien zugewandt, so gestatten die nun folgenden Versuche festzustellen, daß Pilzsporen sich im wesentlichen wie die Bakterien verhalten; auch sie können in den Gefäßen der Holzpflanzen mit dem aufgenommenen Wasser auf gewisse Strecken hin mitgeführt werden. Die Versuchsanordnung war die gleiche wie bei der Aufnahme von Bakterienbouillon durch transpirierende Zweige; nur mußte jetzt bei Herstellen einer Pilzsporenaufschwemmung darauf geachtet werden, daß in der Flüssigkeit möglichst viele Einzelsporen vorhanden waren, damit nicht durch eine große Zahl von Sporenhäufchen die Gefäßöffnungen der Schnittfläche zu früh verstopft wurden. Es wurde daher in einem Erlenmeyerkolben Leitungswasser zwecks Entlüftung gekocht und in das erkaltete Wasser wurden mehrere Ösen Sporen von *Aspergillus niger* ausgesät. Nach kräftigem Schütteln filtrierte ich das sporenhaltige Wasser durch einen Wattebausch; nach weiterem Entlüften unter der Saugluftpumpe zeigte die mikroskopische Betrachtung, daß in der Aufschwemmung neben einzelnen Sporenhäufchen sehr viele Einzelsporen sich vorfanden.

a) Zu einem 1. Versuch verwandte ich 3 Zweige von *Populus nigra* von je 1 m Länge und im Alter von 4–5 Jahren. Sie wurden unter Wasser abgeschnitten, erhielten unter Wasser mit dem Rasiermesser frische, schräg verlaufende Schnittflächen und wurden in Gläschen mit Sporenaufschwemmung gestellt. Sie transpirierten gut und hatten nach 16 Stunden die gesamte Flüssigkeit aufgenommen (je 15 ccm). Die Schnittflächen zeigten schwärzliche Färbung der äußeren Jahresringe. Nach Entblättern und äußerlicher Reinigung mit Benzin und Alkohol und nach Abflammen der Zweige entnahm ich dem Holzkörper Späne aus verschiedenen Entfernungen von der Schnittfläche und brachte sie in Gläschen mit sterilisierter Pilznährlösung:

Wasser . . .	200,00 g,
KH_2PO_4 . . .	0,50 g,
$MgSO_4$ . . .	0,25 g,
NH_4NO_3 . . .	1,00 g,
Zucker . . .	10,00 g.

Das Ergebnis ist in folgender Tabelle niedergelegt; die Zahlen in vertikaler Anordnung bezeichnen in Zentimetern die Entfernung der Schnittstellen von der Schnittfläche, durch die Anzahl der +-Zeichen soll die Intensität der Mycelentwicklung ungefähr angedeutet sein.

(Populus nigra.)

Zweig 1		Zweig 2		Zweig 3	
7 cm	+ + +	5 cm	+ + +	5 cm	+ +
9 „	+ +	9 „	+ + +	11 „	+ + +
17 „	+	15 „	+	17 „	+
22 „	+			23 „	—
25 „	—				

Die Sporen wurden hier — gleich den Bakterien in früheren Versuchen — bis zu etwa 20 cm in den Zweigen mitgeführt. Es muß bemerkt werden, daß hier einige Kulturen sich als mit Bakterien verunreinigt erwiesen. Im Gegensatz zu früheren Erfahrungen mit Mycelien holzbewohnender Pilze konnte ich beobachten, daß das *Aspergillus*-Mycel sich neben den Bakterien behauptete und ihre Entwicklung zurückdrängte. —

b) Ein zweiter Versuch wurde mit Zweigen von *Quercus pedunculata* vorgenommen, deren Trennung vom Aste ebenfalls unter Wasser erfolgte; ihre Länge betrug 1 m, ihr Durchmesser am Grunde 1 cm. Sie nahmen in 24 Stunden je 20 ccm Sporenaufschwemmung auf und wurden darauf in derselben Weise untersucht wie im Versuch unter a) dargetan ist.

Ergebnis: *(Quercus pedunculata.)*

Zweig 1		Zweig 2		Zweig 3	
6 cm	+ +	10 cm	+ + +	8 cm	—
17 „	+	20 „	+ +	18 „	+
28 „	+ + +	30 „	—	30 „	+
42 „	—	40 „	—	38 „	+ +
				50 „	—

Es fand hier offenbar ein weiteres Vordringen des sporenhaltigen Wassers statt als in Pappelzweigen. Somit standen der Flüssigkeit längere nicht unterbrochene Gefäßstrecken zur Verfügung, was schon bei analogen Versuchen mit Bakterien festgestellt

werden konnte. — Auch hier waren die meisten Kulturen, in denen Mycelien entstanden, mit Bakterien verunreinigt. Das Mycel behauptete sich jedoch mit Erfolg gegenüber der Bakterienentwicklung.

c) Durch diesen letzten Versuch soll gezeigt werden, daß auch in älteren Jahresringen des Splintholzes Pilzsporen mit dem Wasser verschleppt werden können. Eine 20 cm lange Holzsäule aus einem 24 Jahre alten Eichenast wurde dem auf S. 433 beschriebenen Apparat eingefügt. Die Sporenaufschwemmung wurde unter 100 mm Quecksilberdruck durch 5 auf den Kern folgende Splintringe gepreßt. Es trat sofort Flüssigkeit aus dem oberen Ende der Säule hervor; nach einiger Zeit ließ die Filtration nach. Daß Sporen durch das Holz mitgeführt worden waren, konnte schon durch Betrachten der oberen Schnittfläche mit der Lupe festgestellt werden; es wurde außerdem von der ausgetretenen Flüssigkeit in mehrere Gläschen mit Nährlösung abgeimpft, in denen bald lebhafte Entwicklung von *Aspergillus niger* einsetzte.

Ergänzende Betrachtung.

Die voraufgehend beschriebenen Versuche haben zu dem Ergebnis geführt, daß Bakterien und Pilzsporen mit dem durch eine Schnittfläche aufgenommenen Wasser in das Holz eindringen und auf gewisse Strecken hin mitgeführt werden. Die Aufnahme der die Mikroorganismen enthaltenden Flüssigkeit geschah dabei einerseits unter der Wirkung der Kräfte, die den Transpirationsstrom in abgeschnittenen Zweigen aufwärts leiten, andererseits unter künstlichen Bedingungen, indem die Flüssigkeit unter Druck durch die Leitungsbahnen gepreßt wurde. Wenn auch nicht im einzelnen das genaue Maß der Strecken, innerhalb welcher die Organismen im Holz vorzufinden waren, ermittelt wurde, so zeigte sich doch, daß bezüglich dieses Streckenmaßes sich die Holzarten verschieden verhalten, innerhalb einer Holzart aber ziemlich konstante Werte erreicht wurden.

Dieses Ergebnis bezieht sich im wesentlichen auf jüngere Zweige; sofern älteres Splintholz noch wegsame Leitbahnen aufwies, wie bei der Eiche, war es auch für Bakterien- bezw. Pilzsporenaufschwemmung durchlässig. Das ältere Splintholz wird in diesem Falle noch als lebend anzusehen sein; nach Fritzsche (14, S. 24) tritt bei *Quercus pedunculata* die Kernholzbildung und damit das Außerfunktionsetzen der Leitbahnen durch Verstopfungen usw. mit Beginn des Absterbens der lebenden Elemente ein. Da bei den „Splint-

bäumen“ (z. B. Buche, Birke) nach Hartig (17, S. 222) das älteste Holz unter Umständen noch die Leitung des Wassers übernehmen kann, so dürfte es auch für bakterienhaltige Flüssigkeit auf gewisse Strecken hin durchlässig sein. — Das Kernholz der Eiche erwies sich als gänzlich verschlossen (vgl. S. 433). Alles echte Kernholz unserer Holzgewächse dürfte sich ebenso verhalten. Ferner wird die bei einem Versuch mit *Taxus*-Zweigen (S. 427) konstatierte Tatsache, daß Bakterien durch das aufgenommene Wasser nicht mitgeführt wurden, für alle Koniferen verallgemeinert werden können, da hier durchgängig für die Wege des aufsteigenden Wassers nur das System der kurzen Tracheiden in Betracht kommt, deren Bau nur gelösten Stoffen den Durchtritt gestattet.

Die Ergebnisse mit den Druckversuchen veranlaßten nun auf das Vorhandensein von Querwänden in den Leitbahnen zu schließen, die nur Flüssigkeit passieren ließen, Bakterien aber zurückhielten; aus längeren Zweigen filtrierte vollkommen sterile Flüssigkeit. Unperforierte, nur mit Hoftüpfeln versehene Querwände sind aber maßgebend für die Länge der Gefäße (vgl. Strasburger, 37, S. 87). Es ergibt sich somit im Hinblick auf unsere sämtlichen Versuche, daß ein Vordringen von Bakterien und Pilzsporen mit dem Wasser in das Holz im besten Falle in dem Maße erfolgen kann, das der Länge der von der Schnittfläche aus im Zweig verlaufenden Gefäße entspricht. Es erscheint angebracht, die Ermittelungen über Längenausdehnung der Gefäße kurz zu überblicken und sie mit einigen Ergebnissen aus unsern Versuchen zu vergleichen.

Über die Länge der Gefäße ist bekannt, daß sie in den Fällen, wo neben den Gefäßen noch andere Elemente des Holzkörpers mit an der Leitung des Wassers beteiligt sind, sie bedeutende Maße aufweisen kann (Strasburger, 39, S. 54); so bei der Eiche, bei *Wistaria*, bei *Aristolochia*. In diesen Fällen pflegen sich die Gefäße auch durch bedeutende Weite auszuzeichnen, die im Maximum bei den Lianen erreicht ist. Strasburger stellte die Länge der Gefäße dadurch fest, daß er Quecksilber durch Zweigstücke von wechselnder Länge preßte und beobachtete, bei welcher Länge das Quecksilber am anderen Ende austrat (38, S. 510—512). Eingehende Untersuchungen über Gefäßlängen sind auch von Adler (1) ausgeführt worden, dessen Methode (Injektion der Gefäße mit Liquor ferri oxychlorati, das als Kolloid die Querwände nicht passieren kann, Nachsaugen von Ammoniaklösung, Eisenfällung in den Gefäßen) eine genaue Feststellung gestattet.

Ist so ermittelt worden, daß im Splint der Eiche Gefäße bis zu 2 m Länge nicht selten sind und sie bei *Aristolochia* die Länge von 5 m erreichen können, so konnten wir demgemäß bei Transpirationsversuchen mit Zweigen der genannten Holzarten ein relativ weites Vordringen von Bakterien, bei der Eiche auch von Pilzsporen, beobachten, während z. B. bei Pappel und Weide die Grenze des Vordringens etwa bei 20 cm zu setzen war. Nach Strasburger (39, S. 54) schwankt die Länge der Gefäße in jüngeren Pappelzweigen und in Zweigen der Weide zwischen 10 und 20 cm. Wie nun Adler (1, S. 25) feststellte, bestehen Differenzierungen in den Gefäßlängen insofern, als allgemein in jüngeren Zweigen die Maximallängen der Gefäße nicht erreicht werden. Bei unseren Versuchen handelte es sich nun fast nur um jüngere Zweige, und es war nicht bekannt, welche Gefäßlängen in jedem Einzelfalle zur Verfügung standen. Die eben angeführten Beispiele mögen daher genügen, die Beziehungen von bekannten Gefäßlängen zu den Resultaten unserer Versuche zu charakterisieren. —

Es bleibt noch übrig, einiger Erscheinungen bei den Versuchen selbst zu gedenken. Auf den Einfluß des Abschneidens der Zweige an der Luft wurde schon in der Darstellung der Transpirationsversuche hingewiesen. Die unregelmäßigen Resultate mit so behandelten Zweigen treten besonders in den Versuchen 5) und 6) (S. 423, 424) hervor. Es liegt auf der Hand, daß selbst geringe, beim Ausgleich des negativen Druckes eingedrungene Luftmengen auch bei weiterer Flüssigkeitsaufnahme das Mitführen von Bakterien stören können, indem möglicherweise ein frühes Absetzen der Bakterien an den Gefäßen erfolgt, wenn wir uns vorstellen, daß das nachdringende Wasser die Luftblasen umgehen muß.

Aber auch in den unter Wasser abgeschnittenen Zweigen befindet sich der Transpirationsstrom nicht unter den Bedingungen, wie sie im intakten Gefäßsystem herrschen; in den meisten Fällen erfolgt bei solchen Zweigen der Eintritt von Flüssigkeit unter der Wirkung des oft vorhandenen negativen Druckes, der sich nur langsam ausgleicht und selbst nach längerem Stehenlassen der Zweige in Wasser sich bei Herstellen einer neuen Schnittfläche geltend machen kann (Strasburger, 39, S. 61). Es dürfte sich daher in vielen unserer Versuche um ein Injizieren der Zweige mit Bakterienaufschwemmung gehandelt haben. Doch erscheint es für unsere Beobachtungen gleichgültig, mittels welcher Kräfte das Einsaugen der Flüssigkeit erfolgte.

In vielen Fällen konnte ich nun beobachten, daß auf Agarplatten mit Holzspänen aus geringerer Entfernung von der Schnittfläche der Zweige auffallend stärkere Bakterienentwicklung einsetzte als auf den Platten, die mit Spänen aus höheren Stellen des Zweiges belegt waren; hier konnte manchmal die Entwicklung von Einzelkulturen des *Bact. prodigiosum* verfolgt werden. Daraus kann geschlossen werden, daß auf dem Wege durch die Gefäßstrecken eine allmähliche Verringerung des Bakteriengehalts der Flüssigkeit erfolgte, der Art, daß ein Sedimentieren der Bakterien an den Gefäßwänden stattfand. Wir würden zur Erklärung dieses Vorganges zu berücksichtigen haben, daß die Gefäße nicht immer nur mit Wasser gefüllt sind, sondern, zumal bei lebhafter Transpiration, eine durch Luftbläschen unterbrochene Wassersäule enthalten (Jaminsche Kette). Nehmen wir nun mit Strasburger (39, S. 46) an, daß diese Kette als solche in Ruhe verharrt und das Wasser somit den Luftbläschen seitlich ausweicht, so dürfte sich bakterienhaltiges Wasser dabei eines Teiles der Bakterien dadurch entledigen, daß letztere an den Gefäßwänden haften bleiben. Dieser Vorgang kann dann noch durch die mannigfachen Wandskulpturen der Gefäße unterstützt gedacht werden. So dürften z. B. auch die verengten Stellen, die überall dort im Gefäßrohr zu finden sind, wo Querwände resorbiert wurden, zu einem allmählichen Sedimentieren der Bakterien beitragen.

Daß jedenfalls ein Verringern des Bakteriengehalts der Aufschwemmung schon auf dem Wege durch nicht unterbrochene Gefäßstrecken erfolgte, ist bei den Druckversuchen in den Fällen dargetan, wo die Länge der Zweigstücke sich unterhalb der Gefäßlänge hielt, Bakterien also im Filtrat vorhanden waren, dieses aber sich als klare Flüssigkeit ansammelte (vgl. S. 430). —

Hatten die Versuche vorliegenden Abschnittes gezeigt, daß ein Mitführen von Bakterien durch den aufsteigenden Wasserstrom in der Pflanze möglich ist, so liegt es nahe, nach gewissen Pflanzenkrankheiten hinüberzublicken, bei denen schädigende Bakterien hauptsächlich in den Gefäßen ihren Sitz haben. Es erscheint fraglich, ob hier eine wesentliche Verschleppung der Parasiten mit dem Transpirationsstrom erfolgen kann. Wenn bei einer Erkrankung der Pflanze die Bakterien sich einmal bis zu den Gefäßen hindurchgearbeitet haben, dürften letztere kaum noch funktionstüchtig sein, und wenn beobachtet worden ist, daß bei gewissen Krankheiten die Bakterien sich mit Vorliebe auf dem Weg durch die Gefäße

ausbreiten, so wird diese Ausbreitung durch Massenwirkung erfolgen, wie auch sonst auf einem geeigneten Nährsubstrat Bakterienkolonien rasch an Ausdehnung zunehmen. — Die von Smith unter den Gefäßerkrankungen genau beschriebene Kürbis-Welkekrankheit (34, S. 209 ff.) zeigt, daß die parasitischen Bakterien von einer Blattinfektion aus in den Gefäßen fortwandern können, ihren Weg also gegen den Saftstrom nehmen. Außerdem erfolgt die Verbreitung von anderen Infektionsstellen aus nicht nur vornehmlich in Richtung des Transpirationsstromes, sondern auch allseitig. Ferner beobachtete Brenner beim Studium der Schwarzfäule des Kohls (3, S. 730), bei der die Bakterien ebenfalls vorwiegend in den Gefäßen hausen, daß die Krankheit bei Infektion des Stengels wohl rascher zentrifugal — d. i. in Richtung des Transpirationsstromes — fortschreitet als umgekehrt, durch den Transpirationsstrom allein aber die Bakterien keine große Strecke weit befördert zu werden scheinen. —

III.

Über Lebensdauer und Verhalten von Bakterien im lebenden Pflanzengewebe.

Einleitende Literaturübersicht.

Zur Klarlegung des Verhaltens der Bakterien gegenüber dem Gewebe der höheren Pflanzen und besonders im Anschluß an die Erkenntnis, daß gewisse Bakterien aggressiv gegen lebende Pflanzen auftreten, scheint es von Bedeutung, zu erfahren, ob Bakterien im allgemeinen das lebende Pflanzengewebe einen geeigneten Aufenthaltsort zu bieten vermag.

Weiter zurückliegender Forschung in diesen Fragen lag es nahe, aus Vergleichen des tierischen Körpers mit den Eigenschaften des Zellgewebes der Pflanzen die Existenzmöglichkeit von Bakterien und vor allem von tierpathogenen Bakterien von vornherein zu erörtern. Der saure Zellsaft der Pflanzen, die Eigenschaften der Zellwand, die relativ niedrige Temperatur des Pflanzeninneren ließen die Aussicht geringer erscheinen, daß Bakterien in den Pflanzen ihre Lebens- und Entwicklungsbedingungen antreffen würden. Auch daß Pflanzenkrankheiten rein bakterieller Natur in größerem Umfange auftauchen könnten, mußte aus ähnlichen Erwägungen bezweifelt werden (vgl. Hartig, 18, S. 36; A. Fischer, 13, S. 274 ff.).

Spätere Untersuchungen jedoch und die ständig fortschreitende Entdeckung neuer pflanzlicher Bakteriosen, die zugleich besondere Fähigkeiten der angreifenden Bakterien erkennen ließen, lehrten, daß kein generelles Urteil darüber gefällt werden kann, ob der lebende pflanzliche Organismus völlig resistent gegenüber Bakterien ist oder nicht. Es erwies sich, daß die Zellwand nicht in allen Fällen ein unüberwindliches Hindernis darstellt, daß gewisse Bakterien auch unverletztes Gewebe angreifen, daß die chemisch-physiologischen Eigenschaften des Zellinhaltes von der Gruppe der phytopathogenen Bakterien überwunden werden können.

Die Untersuchungen darüber, ob Bakterien irgendwelcher Art — Saprophyten wie tierpathogene — in der Pflanze zu existieren vermögen, gingen teils von hygienischen Erwägungen aus, teils wurden neben der Feststellung der Lebensdauer Fragen der Resistenz, Immunität u. a. erörtert.

Injektionsversuche wurden zuerst von Lominsky (26) angestellt. Er experimentierte mit Milzbrand- und Typhusbakterien, mit *Staphylococcus pyogenes aureus* und *Bact. prodigiosum* und konnte feststellen, daß Bakterien durch die intakte Epidermis nicht eindringen, Wunden aber das Eindringen ermöglichen und die Bakterien bei künstlicher Infektion sich im Gewebe der Pflanze vermehren und Kolonien bilden. Nach 42 Tagen wurden sie noch als lebend erkannt. Auch sollten die Bakterien auf benachbarte Gewebepartien übergegangen sein und zur Ausbreitung vornehmlich die Interzellularen benutzt haben. Die injizierten Pflanzenteile sollen krankhafte Veränderungen gezeigt haben: Absterben der Blätter, Verfärbungen, Rotfleckigkeit nach Infizieren mit *Bact. prodigiosum.* Führten diese Untersuchungen zu dem Schluß, daß die Bakterien im Gewebe keine Schädigung erlitten und sich weiterhin vermehrten, ja die Pflanze unter ihrer Tätigkeit zu leiden schien, so mußten diese Ansichten durch spätere Nachprüfung eine wesentliche Korrektion erfahren.

Besonders die Versuche von Russell (33) mit tierpathogenen Bakterien ließen erkennen, daß letztere in der Pflanze nicht ihre Lebensbedingungen fanden und nach kurzer Zeit abstarben. Die saprophytischen Bakterien, die Russell den Pflanzen injizierte, hielten sich in einigen Fällen bis zu 40 Tagen am Leben. Russell will beobachtet haben, daß namentlich bei Injektion von Saprophyten eine Ausbreitung im Gewebe erfolge, und er schließt hieran eine eingehende Erörterung über die Art und Weise der Verbreitung

(33, S. 231), und zwar sollen hierfür weder Diffusion durch das Gewebe noch der Transpirationsstrom, noch der Weg durch die Interzellularen in Betracht kommen, sondern den Bakterien wird die Fähigkeit zugeschrieben, von Zelle zu Zelle vorzudringen. — Zinsser (44) prüfte die Frage von neuem und konnte im Gegensatz zu Russells unwahrscheinlicher Vermutung feststellen, daß Bakterien bei künstlicher Infektion sich keinesfalls intrazellulär verbreiteten (44, S. 444), sondern sich nur in den Interzellularen aufhielten. Im übrigen ergeben die Versuche Zinssers, daß die von ihm verwendeten Bakterien — unter ihnen die Knöllchenbakterien der Leguminosen — nach einiger Zeit im Gewebe abstarben; so erwies sich z. B. *Sarcina lutea*, in Bohnenstengel injiziert, nach 25 Tagen als nicht mehr lebensfähig; ähnliche Daten gelten für einige Spirillen, für *Clostridium Pasteurianum* u. a. Unter den resistenteren zeichnet sich *Bact. prodigiosum* aus mit einer Lebensdauer von 96 Tagen in Bohnenstengeln. — Daß eine Verbreitung von Bakterien von Wunden aus nicht erfolgt, wird von Kornauth (21) für einige Saprophyten und tierpathogene Bakterien gezeigt. Letztere starben im Gewebe sehr bald ab; nur die Sporenbildner unter ihnen waren sehr resistent. — Hartleb (19) injizierte Stengel verschiedener Pflanzen mit den bei der Maul- und Klauenseuche vorkommenden Bakterien. Vorher auf saurem Nährboden kultiviert, vermochten sich diese Bakterien im Pflanzengewebe sehr lange lebend zu erhalten und weiter zu entwickeln. In infizierten und dann getrockneten Stengeln lebten sie im Dauerzustand über 6 Monate. Selbsttätiges Vordringen in das Gewebe wurde auch hier nicht beobachtet.

In einigen Fällen ist es gelungen, unter besonderen Kulturbedingungen, die sich sowohl auf die Bakterien wie auf die Versuchspflanzen erstrecken, bei saprophytisch lebenden Bakterien phytopathogene Eigenschaften zur Entwicklung zu bringen (Literatur hierüber bei Kruse, 22, S. 1152). Die hierbei gewonnenen Beobachtungen lassen die Grenze zwischen Saprophyten und Parasiten nicht mehr scharf erscheinen; doch ist wohl noch zu entscheiden, ob diese Erscheinungen auch für natürliche Verhältnisse in Frage kommen. —

Im folgenden berichte ich zuerst über einige weitere Injektionsversuche mit Bakterien, die für gewöhnlich einer saprophytischen Lebensweise angepaßt sind. Als Versuchspflanzen werden neben krautigen Gewächsen auch Holzpflanzen berücksichtigt. —

A. Lebensdauer von Bakterien in krautigen Pflanzen.

Bei der Auswahl von Bakterien für die Injektionsversuche war die Absicht maßgebend, nur vegetative Formen dem Einfluß auszusetzen, der bei einem Aufenthalt im pflanzlichen Gewebe in Betracht kommt. Da die Endosporen der Bakterien gegen äußere Einflüsse sehr resistent zu sein pflegen, so war bei Verwendung von Sporenbildnern von vornherein zu erwarten, daß die durch das lebende Gewebe gegebenen besonderen Lebensbedingungen sich nicht weiter auffallend geltend machen würden. Ferner erschien es hinsichtlich der Art und Weise der endlichen Untersuchung des Gewebes auf das Vorhandensein der injizierten Mikroorganismen von Vorteil, sich solcher Bakterien zu bedienen, die schon äußerlich in der Kultur leicht erkennbar sind. Ich wählte daher die folgenden farbstoffbildenden Bakterien: *Bact. prodigiosum*, *Bact. fluorescens*, *Bact. pyocyaneum*, *Bact. bruneum*. *Sarcina lutea*. Die vier Erstgenannten sind im Handbuch von Lehmann und Neumann (5. Aufl., 1912) unter der Gattung „Bacterium“ geführt: sie bilden keine Sporen. Auch für *Sarcina lutea* ist Sporenbildung nicht bekannt. Die in verdünnter Bouillon aufgeschwemmten Bakterien wurden mittels einer als „Liebergs Patent“ bezeichneten Injektionsspritze den Pflanzen injiziert. Diese Spritze besteht außer der Stahlhohlnadel nur aus Glasteilen und kann ohne Nachteil im Dampfsterilisator sterilisiert werden. Nach sorgfältiger Reinigung der Injektionsstellen wurde die Injektion so ausgeführt, daß die Nadel stets von schräg unten nach oben in das Gewebe eingestochen und unter mäßigem Druck je 0,05—0,1 ccm Bakterienaufschwemmung eingespritzt wurde. (Der Hohlraum der Spritze faßte 1 ccm und war mit $^1/_{20}$ ccm-Graduierung versehen.) Die Pflanzen erhielten nach sorgfältiger Entfernung etwa aus den Einstichstellen hervortretender Flüssigkeitsspuren einen Watteverband und fanden Aufstellung im Gewächshaus bei mittlerer Temperatur. Die Erde in den Töpfen wurde mäßig begossen.

Die Untersuchung der injizierten Gewebepartien fand in der Weise statt, daß ich nach äußerlichem Desinfizieren der Injektions-

stelle mit Alkohol und Äther und flüchtigem Abflammen des betr. Pflanzenteils dem Gewebe kleine Partikel, die meist den Einstichkanal in sich faßten, entnahm und in geeignetes Nährsubstrat verteilte. Das Isolieren der Gewebepartikel wurde im Hansenschen Kasten mit sterilen Instrumenten vorgenommen. Die Kulturen stellte ich in das Wärmezimmer (25° C). Nach 3—5 Tagen — bei *Sarcina* und *B. bruneum* war längere Zeit nötig — konnte aus der Entwicklung der betreffenden Bakterien bezw. aus dem Sterilbleiben der Kulturen geschlossen werden, ob sich die Bakterien im Gewebe lebend erhalten hatten oder ob sie abgestorben waren. Dabei war durch Verwendung der Chromobakterien das Erkennen in der Kultur sehr erleichtert, so daß die makroskopische Feststellung ausreichte. Bei Entstehen von zweifelhaften Mischkulturen war natürlich der Versuch von der Beurteilung ausgeschlossen.

Bezüglich der Versuchspflanzen sei noch bemerkt, daß bei den üblichen botanischen Versuchsobjekten *Phaseolus multiflorus*, *Lupinus albus*, *Vicia Faba*, *Ricinus communis* die Injektion an jungen Stengeln (meist Epi- bezw. Hypokotylen) vorgenommen wurde; bei *Pelargonium peltatum* und *Bryophyllum* handelte es sich um ausgewachsene Stengel, und bei *Echeveria scaphiphylla* wurden die sukkulenten Blätter injiziert. Die Crassulaceen *Bryophyllum* und *Echeveria* wurden deshalb mit verwendet, weil wegen der in ihrem Zellsaft vorhandenen Apfelsäure vielleicht eine besonders auffallende Wirkung auf die Bakterien zu erwarten stand; diese Erwartung erfüllte sich jedoch nicht in irgend erkennbarer Weise, wie aus den in folgenden Tabellen verzeichneten Resultaten zu ersehen ist. — In der letzten Vertikalreihe der Tabellen bedeutet: + die Entwicklung der injizierten Bakterien in den mit Gewebepartikeln beschickten Kulturen, — das Sterilbleiben der Kulturen. Die beigefügten Daten bezeichnen nach Tagen die zwischen Injektion und Untersuchung verflossene Zeit. Da ein unterschiedliches Verhalten der Pflanzen nicht merklich zutage trat, so erfolgte die Anordnung der Resultate nach steigenden Beobachtungszeiten.

1) *Bacterium prodigiosum.*

Phaseolus . . .	2 Stengel	23. 6. 14 bis 10. 7. 14	17 Tage	+
Pelargonium . .	2 „	17. 10. 14 „ 9. 1. 15	52 „	+
Echeveria . . .	4 Blätter	16. 3. 15 „ 12. 5. 15	57 „	+
Lupinus	2 Stengel	18. 1. 15 „ 7. 5. 15	109 „	+
Bryophyllum . .	„	17. 10. 14 „ 9. 2. 15	112 „	+
Pelargonium . .	2 „	17. 11. 14 „ 16. 3. 15	120 „	+

2) *Bacterium fluorescens.*

Phaseolus . . .	2 Stengel	9. 12. 14	bis	4. 2. 15	56 Tage	+
Vicia Faba . . .	2 „	9. 12. 14	„	4. 2. 15	56 „	+
Echeveria . . .	2 Blätter	7. 12. 14	„	8. 3. 15	91 „	+
Echeveria . . .	4 „	7. 12. 14	„	12. 5. 15	152 „	+

3) *Bacterium pyocyaneum.*

Bryophyllum . .	Stengel	23. 11. 14	bis	11. 1. 15	49 Tage	+
Pelargonium . .	2 Stengel	17. 11. 14	„	10. 1. 15	54 „	+
Bryophyllum . .	Blattstiel	23. 11. 14	„	3. 2. 15	72 „	+
Lupinus	2 Stengel	12. 1. 15	„	28. 5. 15	136 „	+
Bryophyllum . .	Stengel	23. 11. 14	„	28. 5. 15	186 „	+

4) *Sarcina lutea.*

Phaseolus . . .	2 Stengel	11. 2. 15	bis	8. 3. 15	25 Tage	+
Echeveria . . .	2 Blätter	5. 12. 14	„	11. 1. 15	37 „	—
Echeveria . . .	2 „	5. 12. 14	„	21. 1. 15	47 „	+
Pelargonium . .	Stengel	20. 11. 14	„	9. 1. 15	50 „	+
Pelargonium . .	2 Stengel	20. 11. 14	„	3. 2. 15	75 „	+
Phaseolus . . .	3 „	9. 2. 15	„	10. 5. 15	89 „	—
Pelargonium . .	2 „	20. 11. 14	„	19. 3. 15	119 „	—

5) *Bacterium bruneum.*

Phaseolus . . .	Stengel	17. 2. 15	bis	25. 2. 15	8 Tage	+
Phaseolus . . .	2 Stengel	17. 2. 15	„	3. 3. 15	14 „	+
Vicia Faba . . .	2 „	7. 1. 15	„	16. 2. 15	40 „	+
Ricinus	3 Hypokotyle	15. 3. 15	„	7. 5. 15	53 „	—
Pelargonium . .	Stengel	7. 1. 15	„	16. 3. 15	68 „	—
Echeveria . . .	4 Blätter	16. 1. 15	„	12. 5. 15	116 „	—

Die Versuche haben zu dem Ergebnis geführt, daß die Bakterien sich ziemlich resistent zeigten. So konnten *B. prodigiosum, fluorescens* und *pyocyaneum* aus allen Pflanzen in lebendem und entwicklungsfähigem Zustand isoliert werden, nur bei *Sarcina* und *B. bruneum* waren einige Ausnahmen zu verzeichnen. In einigen Fällen waren die Bakterien auffallend lange lebend geblieben; die Werte übersteigen hier die von Russell (33) und Zinsser (44) festgestellten erheblich. Irgendwelche Beziehungen zwischen den erreichten Resultaten einerseits und den Bakterienarten und verschiedenen Pflanzen andererseits bestehen anscheinend nicht, sondern

es tritt ein ziemlich einseitiges Verhalten der Bakterien sowohl wie der Pflanzen hervor. — Eine weitere kritische Besprechung der Ergebnisse wird nach Erledigung der weiteren Versuche erfolgen.

B. Lebensdauer von Bakterien in lebendem Holz.

1. Zunächst nahm ich noch einige Injektionen von *Bact. prodigiosum* in junge, noch nicht völlig verholzte Stämmchen einiger Roßkastanienpflanzen vor, die eben ihr erstes Blattpaar entfaltet hatten. Die Menge der eingeführten frischen Aufschwemmung von *Bact. prodigiosum* betrug auch hier in keinem Falle mehr als 0,05 ccm. Die Vorbereitung der Injektionsstelle sowie die endliche Untersuchung erfolgten in derselben Weise wie bei den übrigen Injektionsversuchen. Die in Töpfen aufgezogenen Pflanzen verblieben nach der Injektion im Gewächshaus; die Injektionsstelle war durch Watteverband geschützt.

Die folgende Tabelle bietet das Ergebnis:

Injektion	Untersuchung	Tage	*B. prodigiosum*
23. Juni 1914	13. Juli 1914	20	+
10. Juli 1914	23. Oktober 1914	105	+
10. Juli 1914	26. November 1914	139	+
9. Juli 1914	28. Mai 1915	323	+

Die Bakterien hatten sich offenbar in allen Fällen im Holz lebend erhalten. Die auffallend lange Lebensdauer in einem der sich entwickelnden Stämmchen deutet auf große Widerstandsfähigkeit des *Bact. prodigiosum* hin. Daß im Holz die Bakterien sich nicht anders zu verhalten scheinen als in krautigem Gewebe, zeigen noch die folgenden Versuche.

2. Die in Abschnitt II gewonnene Erfahrung, daß Bakterien in abgeschnittenen Zweigen mit dem aufgenommenen Wasser aufsteigen, diente jetzt dazu, sie auf diese Weise in den Holzkörper solcher Zweige einzuführen, die sich als Stecklinge weiterhin am Leben erhalten ließen. Nach einiger Zeit wurde dann versucht, die Bakterien noch lebend aus dem Holz zu isolieren. — Ich schnitt 25 ein- und zweijährige, 50—80 cm lange Zweige von *Populus nigra* unter Wasser ab und stellte sie mit frischen Schnitt-

flächen in Gläser, die eine Aufschwemmung von *Bact. prodigiosum* in folgender Lösung enthielten:

Destill. Wasser . . .	100 g	
KH_2PO_4	0,010 g	0,015 g
$MgSO_4$	0,003 „	
NaCl	0,001 „	
$CaCl_2$	0,001 „	
Zucker	0,5 „	

Die Verwendung peptonhaltiger Bouillon zur Aufschwemmung wurde vermieden, um einer etwaigen Schädigung der lebenden Elemente des Holzkörpers vorzubeugen. — Die Zweige transpirierten lebhaft und nahmen je 20 ccm Aufschwemmung auf. Darauf wurden sie entblättert und nach kräftigem Abspülen der Schnittflächen in Töpfe mit gesiebter, mäßig feucht gehaltener Erde gesteckt. Um Gewißheit zu haben, daß Bakterien mit aufgestiegen waren, untersuchte ich sogleich drei der Zweige auf die übliche Weise; es ergab sich, daß die Bakterien bis zu 16 und 18 cm Entfernung von der Schnittfläche vorhanden waren; in weiterer Entfernung (22 und 24 cm) war das Holz steril. Es gelang, die Mehrzahl der Stecklinge längere Zeit am Leben zu erhalten. Der Versuch hatte am 11. Juni 1914 begonnen; von Zeit zu Zeit untersuchte ich 2—3 Zweige daraufhin, ob *Bact. prodigiosum* sich noch aus ihnen isolieren ließ. So fanden Untersuchungen am 25. VI., am 4. VII., am 17. VII. und am 1. VIII. 1914 statt, die sämtlich ein positives Ergebnis lieferten. Leider standen von da ab keine lebenden Stecklinge mehr zur Verfügung. — Die Bakterien hatten sich demnach in der Zeit von 50 Tagen im Holz lebend erhalten.

3. Auf dieselbe Weise wurde ein zweiter Versuch angestellt, nur trat jetzt, um die Eigenschaften der Aufschwemmung etwas zu variieren, steriles Leitungswasser an Stelle der Nährlösung; es wurden 2,5 ccm eben sich trübender, frischer Bouillonkultur von *Bact. prodigiosum* mit 500 ccm sterilisiertem Leitungswasser verdünnt. 20 unter Wasser abgeschnittene Zweige von *Populus nigra* nahmen die Flüssigkeit (je 20 ccm) rasch auf. Durch darauffolgende Untersuchung überzeugte ich mich, daß Bakterien bis zu mindestens 15 cm Entfernung von der Schnittfläche mit aufgestiegen waren. Die Zweige wurden wie im vorhergehenden Versuch als Stecklinge weiter am Leben erhalten; sie trieben bald frische Blätter und wurzelten ein. — Wieder untersuchte ich von Zeit zu Zeit.

Beginn des Versuchs am 26. Juni 1914; untersucht wurde das Holz am 10. VII., am 16. VII., am 25. VII. und am 31. VII. mit positivem Ergebnis. Der Versuch wurde hier abgebrochen, da die übrigen Stecklinge eingegangen waren. — Nach Verlauf von 35 Tagen waren die Bakterien noch als lebend in den Stecklingen nachgewiesen worden. —

4. Bei einem dritten Versuch preßte ich eine Aufschwemmung von *Bact. pyocyaneum* durch Zweigstücke von *Salix alba* in Länge von 8—20 cm. — Nebenbei erwähnt, war das Filtrat — in Übereinstimmung mit früheren Erfahrungen — nur nach Durchlaufen der kürzeren Zweigstücke bakterienhaltig. — Die Untersuchung eines Versuchszweiges ergab, daß *Bact. pyocyaneum* bis zu 10 cm Höhe im Holz vorhanden war. Die so mit Bakterien injizierten Zweigstücke wurden darauf unter einer feuchten Glocke aufgestellt und brachten ihre Knospen bald zum Austreiben. (Der Versuch fand im Frühjahr statt.) Nach Verlauf von 48 Tagen, während welcher Zeit die Zweige lebend geblieben waren, entnahm ich dem Holzkörper nach sorgfältiger äußerlicher Desinfizierung einzelne Späne aus 5—10 cm Entfernung von der Schnittfläche und überführte sie in Nährbouillon. Die Kulturen mit Spänen aus 4 Zweigen lieferten typische Entwicklung des *B. pyocyaneum*, die übrigen Kulturen waren verunreinigt. Wir können schließen, daß *B. pyocyaneum* in lebendem Weidenholz nach 48 Tagen noch nicht abgestorben war. — Selbstverständlich wurden bei allen diesen Versuchen alle aseptischen Vorsichtsmaßregeln streng eingehalten. —

C. Verhalten von Bakterien in Berührung mit isoliertem, lebendem Pflanzengewebe und die Beeinflussung dieses Verhaltens durch Alkali- und Säurebehandlung des Gewebes.

Hatten wir bisher beobachtet, wie sich bezüglich der Lebensdauer die Bakterien in solchem Gewebe verhielten, das in Konnex mit dem Lebensgetriebe der Pflanze stand, so lag es nun nahe, Bakterien auch mit isoliertem, lebendem Gewebe zusammenzubringen, um zu erfahren, ob eine gegenseitige Einwirkung stattfindet; ob vielleicht das Gewebe Eigenschaften aufweist, die die Entwicklung von Bakterien zurückdrängen, oder ob andererseits die Bakterien zur Ausnutzung der im Gewebe gebotenen Nährstoffe zu schreiten vermögen.

Die Bakterien wurden auf verschiedene Weise dem Einfluß lebenden Gewebes ausgesetzt. Es wurden Späne aus dem Splintholz der Rotbuche steril isoliert und in Reagenzgläschen verteilt, die wenig sterilisiertes Leitungswasser enthielten (auf 3 ccm Wasser je 4—5 Späne). Darauf erfolgte Beimpfen mit sehr wenig *Prodigiosus*-Bouillon; ich tauchte nur das äußerste Ende der Nadel ein. Den Kulturen, die bei 25° C aufbewahrt wurden, entnahm ich nach 3 Tagen je einen Tropfen Flüssigkeit, vermischte diesen mit Nährgelatine und goß Platten. Alle Platten lieferten zahlreiche Kolonien des *Bact. prodigiosum*, dessen Entwicklung durch die Gegenwart lebenden Holzes — man könnte an beeinflussende Enzymwirkung denken — anscheinend nicht gehemmt worden war. — In gleicher Weise brachte ich Späne aus frischem Holz von *Salix caprea* in Gläschen mit stark verdünnter Nährbouillon. Das Beimpfen der Kulturen mit Spuren einer frischen *Prodigiosus*-Bouillon hatte den Erfolg, daß augenscheinlich die Vermehrung der Bakterien in den mit Spänen beschickten Gläsern lebhafter vor sich ging als in Kontrollgläsern, die nur verdünnte Nährbouillon enthielten; ich schloß dies aus der Stärke der Trübung und der Quantität des rötlichen Bodensatzes. — Das gleiche Resultat konnte für die Versuche verzeichnet werden, in denen Späne aus dem Splint von *Quercus pedunculata* mit den Bakterien in Berührung standen. Auch hier war die Entwicklung der Bakterien durch die Gegenwart lebenden Holzes nicht gehemmt. Über einige weitere Versuche, bei denen eine einprozentige Rohrzuckerlösung die Stelle der verdünnten Nährbouillon vertrat, kann das gleiche ausgesagt werden. — Ich bin mir bewußt, daß die hier geübte Methode nicht ausreicht, einen wirklichen Einblick in die vielleicht obwaltenden Einwirkungen zu gewinnen. Doch kann immerhin erkannt werden, daß in diesen Fällen das Gewebe nicht über wirksame Mittel verfügte, die Entwicklung von Bakterien zu verzögern.

Im allgemeinen wird das pflanzliche Gewebe, sobald es abgestorben ist, zum Nährboden für Bakterien. Wir bedienen uns des sterilisierten, durch Hitze abgetöteten Gewebes von Pflanzenteilen (Kartoffeln, Rüben usw.), um Bakterien zu kultivieren. In diesem Falle sind die Nährstoffe des Gewebes den Bakterien ohne weiteres zugänglich. Ich suchte nun das Verhalten von Bakterien zu beobachten, wenn ihnen isoliertes, lebendes Pflanzengewebe als Substrat geboten ist. Inwieweit gelangen sie hier zur Entwicklung? Vermögen sie sich nicht anzusiedeln, wo sind die Ursachen dafür

zu suchen? — Durch die folgenden Versuche beobachtete ich zunächst, ob *Bact. prodigiosum* auf isolierten, lebenden Gewebestücken aus der Kartoffel, aus dem Apfel und aus der weißen Rübe (*Brassica rapa f. esculenta*) zu äußerlich erkennbarer Entwicklung gelangte. Ich isolierte die Gewebestücke unter aseptischen Außenbedingungen und legte sie in sterilisierte, mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegte Petrischalen. Darauf erfolgte Beimpfen mit je 1—2 Ösen eben sich trübender, frischer Bouillonkultur von *Bact. prodigiosum*. Die Kulturen wurden bei 25° C gehalten. Es zeigte sich, daß auf keinem der Substrate Bakterienentwicklung erfolgte, selbst nicht nach längerer Zeit — nach 12—20 Tagen —, als das Gewebe sich braun verfärbt hatte und offenbar abgestorben war; doch hatten sich die Bakterien am Leben erhalten, wie ich mich durch Abimpfen überzeugte. Die Gewebestücke unterschieden sich von unbeimpften Stücken nur durch einige blasse, die Ausdehnung der Impfflüssigkeit anzeigende Flecke. Man sollte vermuten, daß den Bakterien allein durch die beim Zerschneiden der Objekte entstandenen Zelltrümmer und damit freigelegten Nährstoffe genügend Entwicklungsbedingungen geboten seien, zumal andere wichtige Forderungen, wie Temperatur und Feuchtigkeit, erfüllt waren.

In einigen Fällen suchte ich durch oberflächliches Schaben der Gewebestücke ein nährstoffreicheres Substrat zu bieten, aber selbst nach längerer Zeit und wiederholtem Beimpfen ließ sich nur bei einem von vier Versuchen — mit der Rübe als Objekt — ein schwach roter Anflug auf dem Gewebestück erkennen. — Offenbar sind also stärkere Einwirkungen nötig, um das Gewebe zum Nährboden geeignet zu machen. Aber auch im völlig abgetöteten Zustande (Sterilisieren durch Hitze) waren nicht alle drei genannten Gewebearten zur Kultur speziell des *Bact. prodigiosum* geeignet; wohl zeigten Scheiben der Kartoffel und der weißen Rübe, im Dampfsterilisator sterilisiert, einige Tage nach Beimpfen den bekannten rotglänzenden Belag, sterilisierte Apfelscheiben dagegen blieben unverändert braun, es war keine Spur von Kolonienbildung zu erkennen, obwohl ich durch Abimpfen feststellen konnte, daß die Bakterien noch lebend (nach 10 Tagen) auf dem Substrat vorhanden waren. Es könnte nun hier die im Zellsaft des Gewebes reichlich vorhandene Säure als das entwicklungshemmende Agens angesehen werden, und da auch die frischen Schnitte der Kartoffel und der Rübe schwach sauer reagierten, so vermutete ich, daß der saure Zellsaft den Mißerfolg des Beimpfens der isolierten Gewebe-

stücke verursacht haben könnte. Ich legte daher steril isolierte, frische Scheiben genannter Objekte 1—2 Stunden in stark verdünnte, alkalische Lösung (0,1 % KOH) und beimpfte sie dann mit je einer Öse *Prodigiosus*-Bouillon. Der Erfolg war, daß die so behandelten Apfelscheiben bald eine kräftige Bakterienentwicklung erkennen ließen, sie waren nach einigen Tagen vollständig mit einem roten, glänzenden Belag überzogen. Von 4 Kartoffelscheiben zeigten 3 nach 3 Tagen einen schwach roten Belag; auf den Rübenschnitten, die nach der Laugenbehandlung teils in sterilisiertem Wasser abgespült wurden, teils unabgespült gelassen worden waren, machte sich, trotz Verreibens der obersten Gewebeschichten zu einem Brei, keinerlei Bakterienentwicklung bemerkbar. Es muß hierzu erwähnt werden, daß die obersten Zellenlagen der mit Kalilauge behandelten Gewebestücke abgestorben waren; der Zellinhalt war völlig degeneriert und Plasmolyse nicht zu erreichen. — Aus dem wenigstens bei Apfel- und Kartoffelscheiben durch die Laugenbehandlung erzielten Erfolg könnte vielleicht geschlossen werden, daß die Azidität des frischen Gewebes die Bakterienentwicklung verhinderte; daneben wäre freilich auch der Umstand zu berücksichtigen, daß einige Zellenlagen durch die Laugenbehandlung abgestorben waren. Daß nun auf die Azidität nicht das Hauptgewicht gelegt werden darf, zeigen folgende Versuche: die steril isolierten Gewebestücke wurden jetzt vor dem Beimpfen 1—2 Stunden in stark verdünnte Säure (0,06 % Salzsäure) gelegt. Auf den Kartoffel- und Rübenscheiben erfolgte darauf gute bis vorzügliche Entwicklung des *B. prodigiosum*, während die Apfelscheiben unverändert blieben. Auch durch die Säurebehandlung waren die obersten Zellschichten des Gewebes abgestorben. Um einen Überblick zu gewinnen, sei folgende kleine Tabelle eingeschaltet, in der durch + die Entwicklung des *Bact. prodigiosum* angedeutet sei:

	Kartoffel	Rübe	Apfel
Frisch	—	—	—
Sterilisiert	+ +	+ +	—
Alkali	+	—	+ +
Säure	+	+ +	—

Fassen wir die Beobachtungen zusammen, so ergibt sich folgendes: Die Bakterien gelangten auf lebendem Pflanzengewebe nicht

zu äußerlich erkennbarer Entwicklung. Sie vermochten selbst dann das Substrat nicht auszunutzen, als nach längerer Zeit das isolierte Gewebe sich offenbar nicht mehr auf der Höhe seiner Lebenstätigkeit befand. Die Ursache hierfür dürfte nicht hauptsächlich in der Azidität des Gewebes zu suchen sein; bei dem Apfel kann die saure Reaktion in Frage kommen, denn sein Gewebe bietet, durch Hitze abgetötet, keinen geeigneten Nährboden, wohl aber dann, wenn infolge Laugenbehandlung die Säure abgestumpft, zugleich aber auch eine Reihe von Zellen getötet wurden. Bei der Kartoffel und bei der Rübe war sowohl durch Alkali wie durch Säure ein gewisser Erfolg zu erzielen; dies läßt vermuten, daß auf jeden Fall das Gewebe tot sein muß, ehe seine Nährstoffe den Bakterien zugänglich werden. Bei der Rübe hatte nur Abtöten durch Hitze oder Säurebehandlung Erfolg; es erscheinen hier die Verhältnisse am wenigsten geklärt. — Möglicherweise könnten bei diesen Erscheinungen auch bakterienhemmende Stoffe eine Rolle spielen, Stoffe, die Wagner (42) als von vornherein in gesunden Pflanzen vorhanden annimmt. Er beobachtete ihre Wirkung gegenüber solchen Bakterien, die unter Umständen phytopathogene Eigenschaften entwickeln können; es erscheint fraglich, ob sich diese Wirkung auch reinen Saprophyten, wie *Bact. prodigiosum*, gegenüber geltend machen würde.

Bei den oben beschriebenen Versuchen nahm ich einige Male Gelegenheit, zu beobachten, daß Bakterien bei enger Berührung mit lebendem Gewebe sich einige Zeit lebend erhielten, ohne dabei zu äußerlich erkennbarer Vermehrung zu schreiten. Ich stützte diese Beobachtung noch durch folgende Versuche: Gewebestückchen (je 1 ccm) aus dem Blattgewebe von *Echeveria scaphiphylla* wurden unter aseptischen Außenbedingungen isoliert und in sterilisierte, mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegte Petrischalen gebracht. Die Gewebepartikel wurden darauf mit wenig Bakterienbouillon beimpft; zur Verwendung gelangten *B. fluorescens* und *B. bruneum*. Nach 4tägigem Aufenthalt bei 25° C erfolgte Überführung des beimpften Gewebes in Nährbouillon, und es entwickelten sich Kulturen der Kontrollbakterien. — In einem zweiten Versuch beimpfte ich Gewebestückchen der gleichen Art mit *Bact. fluorescens*, *B. pyocyaneum* und *B. bruneum* und ließ jetzt die Kulturen 40 Tage lang bei 25° C stehen. Die Gewebestückchen hatten einige Zeit ihre sattgrüne Farbe behalten, waren aber schließlich braun geworden und abgestorben. Die beimpften wie die nichtbeimpften Stückchen

zeigten nach Verlauf der Beobachtungszeit dasselbe Aussehen; auf ersteren war nichts zu bemerken, was auf Vermehrung der Bakterien hätte schließen lassen; es wäre hier an Schleimbildung oder farbige Kolonien zu denken. Das Überführen der Gewebestückchen in Gläschen mit Nährbouillon hatte die Entwicklung der betr. Bakterien zum Erfolg, die sich sonach während 40 Tagen lebend erhalten hatten.

Offenbar besteht hier eine Parallele zu den Erscheinungen bei den Injektionsversuchen insofern, als in beiden Fällen — bei den zuletzt beschriebenen Versuchen wenigstens für einige Zeit — die Bakterien in enger Berührung mit lebendem Gewebe standen, dabei nicht zu auffallender Entwicklung gelangten, aber auch nicht soweit geschädigt wurden, daß sie ihre Lebensfähigkeit gänzlich einbüßten. —

Allgemeines über die Injektionsversuche.

Den Einzelangaben bei den Injektionsversuchen kann noch hinzugefügt werden, daß die Pflanzen durch die Injektionen nicht geschädigt wurden, abgesehen von lokalisierten Erscheinungen, wie Einsinken des Gewebes an den Injektionsstellen, geringe Verfärbung kleiner Gewebebezirke, die auf den Eingriff als solchen zurückzuführen sein werden. Der Einstichkanal war meist braun verfärbt; krautige Stengel ließen ihn offen, während bei den jungen Kastanienstämmchen Verschluß der Wunde nach außen durch Überwallungsgewebe festgestellt werden konnte.

Da ich mich durch einen Versuch überzeugte, daß durch die Injektion die Bakterien z. B. in einem Lupinenhypokotyl 2—3 cm aufwärts getrieben wurden, erschien es aussichtslos, auf die hier geübte Methode eine Untersuchung des Gewebes auf etwa erfolgte selbsttätige Verbreitung der Bakterien vorzunehmen. Weiter entfernt liegende Gewebebezirke erwiesen sich auch bei der endlichen Untersuchung des Gewebes als steril. Ich begnügte mich daher festzustellen, ob die Bakterien nach gewisser Zeit noch lebensfähig aus dem Gewebe isoliert werden konnten. Als allgemeines Ergebnis war hervorgetreten, daß *B. prodigiosum, B. fluorescens* und *B. pyocyaneum* sich beträchtlich lange im Pflanzengewebe lebend erhalten hatten; es konnte hier überhaupt kein Fall verzeichnet werden, in dem sie abgestorben wären. Nur für *Sarcina lutea* und *Bact. bruneum* kann geltend gemacht werden, daß sie weniger widerstandsfähig waren.

Welche Faktoren kommen nun für eine Beeinflussung der Lebensdauer der Bakterien in Frage? Zunächst die, die auch sonst das Leben der Bakterien beherrschen: Temperatur, Feuchtigkeit, Luft- und Lichtzutritt. Der erstgenannte kann als abgesehen von der Pflanze wirkend betrachtet und als günstig bezeichnet werden; die Temperatur des Aufenthaltsortes der injizierten Pflanzen hielt sich innerhalb der Grenzen, in denen Bakterienvegetation stattfinden kann. Für den zweiten Faktor kommt das Maß der Feuchtigkeit im Injektionsbezirk in Frage. Da anzunehmen ist, daß die Injektionswunde, zum mindesten aber der Einstichkanal, allmählich austrocknet, und außerdem den in die Interzellularen getriebenen Bakterien nicht immer viel Feuchtigkeit zur Verfügung stehen dürfte, so wird bei unseren Versuchen die Resistenz der Bakterien gegen Austrocknen zu berücksichtigen sein. Diese ist selbst bei nur vegetativen Formen oft sehr hoch; schon de Bary[1]) stellte für *Bact. prodigiosum* fest, daß es im eingetrockneten Zustande monatelang lebend und wachstumsfähig bleiben kann. — Ich ließ nun *B. prodigiosum*, *B. pyocyaneum*, *B. fluorescens* und *Sarcina lutea* in je einer Öse Nährbouillon an Deckgläschen antrocknen, die unter Watteverschluß bei Zimmertemperatur standen. Nach 4 Wochen waren alle noch lebensfähig; von da ab wurde nur *Sarcina* mit Sicherheit als lebend nachgewiesen. Es sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß es bei Injektionsversuchen vorkommen kann, daß Bakterien an den Rändern des Injektionskanals antrocknen, auf diese Weise dem etwaigen Einfluß des Gewebes entzogen sind und, falls sie sehr resistent gegen Austrocknen sind, dann die Pflanze selbst für eine Beeinflussung der Lebensdauer der Bakterien nicht mehr in Betracht kommt. Nach dem Isolieren von Gewebepartikeln würden diese Bakterien in der Kulturflüssigkeit zum Leben erwachen.

Für die Hauptmasse der Bakterien kommt aber das Gewebe als Aufenthaltsort in Frage; einen Einfluß könnte hier der allgemeine Zustand der Pflanze ausüben. Falls nun ein aktives Verhalten des Gewebes gegenüber den Bakterien stattfindet, so würde klar sein, daß eine schwächlich entwickelte, schlecht genährte Pflanze die Lebensdauer der injizierten Bakterien zu verlängern, eine kräftig gedeihende sie herabzusetzen imstande wäre. Der für die Pflanzenkrankheiten so außerordentlich wichtige Begriff der Prädisposition kann m. E. für die Beurteilung vorliegender Versuche, in denen

1) Vorlesungen über Bakterien, 1887, S. 44.

alle Erscheinungen auf weitgehend indifferentes Verhalten der Pflanze wie der Bakterien hindeuten, ausgeschaltet bleiben.

Doch ist zu einer Präzisierung dessen, was aus den Injektionsversuchen gefolgert werden kann, eine nähere Betrachtung der Bedingungen nötig, unter denen die Bakterien speziell im Hinblick auf die Eigenschaften des Gewebes stehen.

Durch das Einstechen der Injektionsnadel wird eine Anzahl von Zellen zerstört, wodurch sich schließlich abgestorbener Zellinhalt im Stichkanal ansammelt. Es muß hier eingefügt werden, daß den Bakterien insofern eine gewisse Menge Nährstoff mitgegeben wurde, als ich sie in verdünnter Bouillon aufschwemmte, während Zinsser (44) sterilisiertes Leitungswasser verwandte. Doch dürften schon durch die Zelltrümmer des Stichkanals soviel Nährstoffe geboten sein, um anspruchlosen Saprophyten das Weiterleben, wenn auch ohne Vermehrung, für längere Zeit zu ermöglichen. Durch entsprechende Versuche (S. 452) konnte dargetan werden, daß Bakterien auf isoliertem, zunächst lebendem Pflanzengewebe ihre Lebensfähigkeit lange erhalten. — In den Gefäßbahnen der Holzgewächse stehen den Bakterien außerdem Zucker und anorganische Salze zur Verfügung; vielleicht hätte bei Weiterführung der Versuche (S. 446) eine noch längere Lebensdauer festgestellt werden können. — Durch die Injektion kommen nun die Bakterien mit dem Zellsaft des zerstörten Gewebebezirkes zusammen, dessen Qualität für eine Verschiedenheit der Lebensdauer mit verantwortlich gemacht werden müßte. Im allgemeinen ist gefunden worden, daß saprophytische Bakterien im ausgepreßten Zellsaft verschiedener Pflanzen mit lebhafter Vermehrung einsetzten, auch wenn nur wenig Keime vorhanden waren (vgl. Russell, 33, S. 251). Es ist aus den vorliegenden Versuchen und auch aus den Resultaten zitierter Autoren nicht zu ersehen, ob die Verschiedenheit der Pflanzen und damit des Zellsaftes einen Einfluß auf die Lebensdauer der Bakterien hat. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß bei Verwendung von Pflanzen mit giftigen Zellstoffen, wie Alkaloiden, oder mit aromatischen Stoffen vielleicht wesentlich andere Resultate erzielt worden wären, auch könnte schon der verschiedene Säuregehalt des Zellsaftes als beeinflussend in Frage kommen; besonders bei Holzgewächsen wäre wohl auch an den Gerbstoff zu denken.

Man kann aus den Erscheinungen bei Injektionsversuchen wohl den Eindruck gewinnen, daß die Bakterien mit dem lebenstätigen Gewebe wenig in Berührung kommen. In wirkungsvoller Weise

scheint dies nur bei solchen Bakterien zu geschehen, die zu Angriffen auf die Zellwand befähigt oder durch Toxine auf das Protoplasma einzuwirken imstande sind und so durch Reizwirkung den Protoplasmakörper zu Gegenaktionen veranlassen. Dies dürfte für Saprophyten nicht in Betracht kommen. — Nun geht aus den bereits erwähnten Versuchen Wagners (42) hervor, daß den Pflanzen eine natürliche Immunität den Bakterien gegenüber zukommen kann, und zwar seien die Proteinstoffe die Träger des bakteriziden Prinzips; sie wirkten hemmend auf solche Bakterien, die mit phytopathogenen Eigenschaften gerüstet waren. Bei Injektionsversuchen treffen diese Stoffe mit den Bakterien zusammen; es ist aber nicht erwiesen, ob auch beliebigen Saprophyten gegenüber diese Hemmungsstoffe wirksam sind. Außerdem kommt, was die Quantität dieser Stoffe anbelangt, wohl nur der Inhalt der infolge des Eingriffs zerstörten Zellen in Frage. Wenn die Bakterien im Gewebe nicht zur Vermehrung gelangten, so dürfte die Ursache hierfür nicht in einer Hemmung von seiten des lebenden Gewebes, sondern in erster Linie in dem mangelhaften Nährsubstrat zu suchen sein, und sie werden schließlich, falls es ihnen nicht möglich ist, im Dauerzustand zu verharren, infolge der allgemein für sie ungünstigen Bedingungen absterben. Auch die Versuche mit Holzpflanzen deuten nicht auf eine Beeinflussung seitens des lebenden Gewebes hin, sondern die Bakterien fanden anscheinend auch im Holz die Bedingungen vor, die ein längeres, im Falle der Kastanie (S. 446) sogar ein sehr langdauerndes, wenn auch vielleicht reduziertes Dasein zu führen gestatteten. —

Haben wir durch Injektionsversuche einen Einblick in das Verhalten von Bakterien im lebenden Gewebe von Pflanzen gewonnen, so erscheint es nicht unangebracht, mit diesen Beobachtungen die Ergebnisse von Untersuchungen in Beziehung zu setzen, die das Verhalten von Bakterien und anderen Mikroorganismen im lebenden Protoplasma pflanzlicher Organismen studieren: Celakovsky (6) führte Bakterien in Plasmodien von Myxomyceten ein und beobachtete, daß z. B. *Bac. megatherium* und *Bac. subtilis* sich ziemlich resistent gegen die Einwirkung des Protoplasma wie auch der Vakuolen zeigten; *Bac. subtilis* blieb während 6 Stunden Aufenthalt im Plasma vollkommen lebensfähig. In diesem Zusammenhang sind ferner die Untersuchungen Barbers (2) bemerkenswert. Es gelang ihm, Bakterien, Hefezellen, Pilzsporen direkt in das Zelleninnere verschiedener Grünalgen und Algenpilze in Dosen bis

zu 100 Organismen einzuführen; die Bakterien schienen gute Lebensbedingungen vorzufinden, sie vermehrten sich in allen Fällen reichlich, und bewegliche Formen behielten ihre Beweglichkeit bei. Hemmung durch bakterizide Stoffe war nicht zu bemerken; schließlich gingen die Pflanzenzellen zugrunde. Das Injizieren relativ großer Mengen von Wasser oder Bouillon hatte keinen merklichen Einfluß auf die Zellen. Diese Beobachtung scheint auch hinsichtlich unserer Injektionsversuche beachtenswert; man hätte ja erwarten können, daß allein durch die Injektion der verdünnten Bouillon eine Schädigung herbeigeführt wurde, der zufolge die Widerstandsfähigkeit des Gewebes herabgesetzt und den Bakterien Gelegenheit gegeben worden wäre, festen Fuß zu fassen. Die Beobachtung Barbers läßt diese Vermutung weniger gestützt erscheinen. — Wenn auch nicht ohne weiteres angenommen werden kann, daß das Zellplasma höherer Pflanzen sich gegenüber Bakterien gegebenenfalls genau so verhalten würde wie die von Barber injizierten Zellen von Algen und Pilzen, so sind doch die hier bei direktem Zusammenbringen der Organismen erzielten Ergebnisse geeignet, die Ansicht zu unterstützen, daß bei einem Aufenthalt von Saprophyten im Gewebe höherer Pflanzen eine wirksame Gegenaktion, die etwa auf ein Unschädlichmachen der Bakterien hinzielte, nicht erfolgt. Zudem wurde des näheren darzulegen versucht, daß Bakterien durch die Injektion in das Gewebe nicht in wirkungsvolle Berührung mit dem aktiven Protoplasma kommen. Es geht aus den Injektionsversuchen nur hervor, daß die Bakterien sich in den injizierten Gewebepartien sehr lange lebend erhielten, eine Vermehrung aber infolge mangelhaften Substrates ausgeschlossen war. Die lange Lebensdauer erklärt sich aus der hohen Resistenz der Bakterien gegenüber den allgemein ungünstigen Bedingungen; für eine Verschiedenheit der Lebensdauer dürften die verschiedene Fähigkeit der Bakterien, mit den im injizierten Gewebe gebotenen Stoffen so auszukommen, daß sie lebensfähig bleiben, und die verschiedene Empfindlichkeit der Bakterien gegenüber der Beschaffenheit dieser Stoffe verantwortlich sein.

Zusammenstellung einiger Ergebnisse.

1. Das normale Gewebe krautiger Pflanzen wurde als frei von Bakterien befunden, ebenso erwies sich Splint- und Kernholz der Holzgewächse als steril. —

2. In pilzkrankem und zersetztem Holz konnten nur Pilze, nicht aber Bakterien nachgewiesen werden. Es ist also anzunehmen, daß mit dem Pilzmycel nicht zugleich auch Bakterien in das Holz vordringen, und daß Bakterien in dem von Pilzen durchwucherten Holz nicht aufkommen können. —

3. Das Eindringen von Bakterien und Pilzsporen in das Holz mit dem von einer Schnittfläche aufgenommenen Wasser erfolgt in den Gefäßen. Demgemäß war bei Zweigen solcher Holzgewächse, die lange Gefäße aufweisen, ein relativ weites Vordringen der Mikroorganismen zu beobachten, während sich das Holz, dessen Leitbahnen nur mit kurzen Gefäßen ausgestattet sind, nur auf entsprechend kurze Strecken hin bakterienhaltig erwies. —

4. Durch die in den Leitbahnen vorhandenen unperforierten Querwände, die für die Länge der Gefäße maßgebend sind, wurde die bakterien- bezw. pilzsporenhaltige Flüssigkeit vollkommen filtriert, während eine gewisse Filtration schon auf dem Wege durch nicht unterbrochene Gefäßstrecken erfolgte. —

5. Bakterien, in lebendes, krautiges Gewebe und in lebendes Holz injiziert, blieben sehr lange Zeit lebensfähig. In einem Falle hatten sie sich über 10 Monate lebend erhalten. —

6. Eine Vermehrung der saprophytischer Lebensweise angepaßten Bakterien im Gewebe wurde nicht beobachtet. —

7. Die lange Lebensdauer ist aus der hohen Widerstandsfähigkeit der Bakterien gegenüber ungünstigen äußeren Bedingungen zu erklären. Es konnte nichts beobachtet werden, was auf eine seitens des lebenden Gewebes gegen die Bakterien gerichtete Aktion hätte schließen lassen.

8. Auch auf isoliertem, lebendem Pflanzengewebe gelangten die Bakterien nicht zu äußerlich erkennbarer Entwicklung, obwohl sie am Leben blieben. Für dieses Verhalten scheint nicht die Azidität des Gewebes in erster Linie verantwortlich zu sein, da auch nach Säurebehandlung, die zugleich Absterben der Zellen zur Folge hatte, das Gewebe in einigen Fällen zum Nährboden geeignet wurde.

9. Es erscheint erforderlich, daß das Gewebe tot sein muß, bevor seine Nährstoffe den Bakterien zugänglich werden. —

Die Untersuchungen zu vorliegender Arbeit wurden im Botanischen Institut der Universität Leipzig auf Anregung und unter Leitung des Herrn Geh. Rates Prof. Dr. W. Pfeffer ausgeführt. Von Herzen danke ich meinem verehrten Lehrer auch an dieser Stelle für die dauernde, wohlwollende Förderung meiner Studien. Auch Herrn Privatdozent Dr. Johannes Buder bin ich für manchen freundlichen Ratschlag herzlich dankbar. —

Literaturverzeichnis.

1. Adler, Die Längenausdehnung der Gefäße. Dissertation. Jena 1892.
2. Barber, M. A., The effect of the protoplasm of Nitella of various chemical substances and microorganisms introduced into the cavity of the living cells. Journal of Infection-Diseases, Vol. 9, 1911, p. 117. — Ref. in Zentralbl f. Bakt., Abt. II, 1912, Bd. 33, S. 350.
3. Brenner, W., Die Schwarzfäule des Kohls. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1904, Bd. 12, S. 725—734.
4. Buller, A. H. R., Die Wirkung von Bakterien auf tote Zellen. Dissertation. Leipzig 1899.
5. Burri, Bakterienvegetation auf der Oberfläche normal entwickelter Pflanzen. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 10, 1903, S. 759.
6. Celakovsky jun, Über die Aufnahme lebender und toter verdaulicher Stoffe in die Plasmodien der Myxomyceten. Flora, Erg.-Bd. zu Jahrg. 1892, S. 182—244.
7. Chamberland, Ch. E., Recherches sur l'origine et sur le dévéloppement des organismes microscopiques. Annales de l'École norm. sup. Paris 1879.
8. Ciocalteu, L'épandage agricole et les microbes. Compt. rend. de la Société de Biologie, Paris 1913, T. 74, p. 1411. — Ref. in Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1913, Bd. 39, S. 156.
9. Clauditz, Typhus und Pflanzen. Hygienische Rundschau, 1904, Nr. 18, S. 865 bis 871.
10. Düggeli, M., Die Bakterienflora gesunder Samen und daraus gezogener Keimpflanzen. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1905, Bd. 12, S. 602 u. 695 und ebenda, 1906, Bd. 13, S. 56 u. 198.
11. Ellrodt, Über das Eindringen von Bakterien in Pflanzen. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1902, Bd. 9, S. 639.
12. Fernbach, M. A., De l'absence des microbes dans les tissus végétaux. Annales de l'Inst. Pasteur, 1888. p. 567—570.
13. Fischer, Alfred, Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl., 1903.
14. Fritzsche, A., Untersuchungen über das Absterben der Elemente des Holzkörpers. Dissertation. Leipzig 1910.
15. Galippe, V., Note sur la présence de microorganismes dans les tissus végétaux. Compt. rend. hebd. de la Soc. de Biologie, Paris 1887, p. 410 u. 557.
16. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., 1904.
17. Hartig, R., Über die Wasserleitung im Spätholz der Bäume. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1888, S. 222.

18. Hartig, R., Lehrbuch der Baumkrankheiten, Berlin, 2. Aufl., 1889.
19. Hartleb, Über die Infektionsfähigkeit lebender Pflanzen mit den bei der Maul- und Klauenseuche vorkommenden Bakterien. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1898, Bd. 4, S. 26—30.
20. Kochs, W., Gibt es ein Zellenleben ohne Mikroorganismen? Biolog. Zentralbl., Bd. 14, Nr. 14, 1894, S. 481—491.
21. Kornauth, K., Über das Verhalten pathogener Bakterien in lebendem Pflanzengewebe. Zentralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 19, 1896, S. 801—805.
22. Kruse, Mikrobiologie. 1910.
23. Lafar, Technische Mykologie, Bd. III, 1907.
24. Laurent, Expériences sur l'absence de bactéries dans les vaisseaux des plantes. Bull. de l'Acad. royale des sciences etc. de Belgique, 1890, Bd. 19, p. 468.
25. — —, Sur l'existence de Microbes dans les tissus des plantes supérieures. Bull. de la Soc. roy. de Botan. de Belgique, Bd. 28, p. 233, 1890.
26. Lominsky, Über den Parasitismus einiger pathogener Bakterien auf lebenden Pflanzen. Ref. in Zentralbl. f. Bakt., Abt. I, 1890, Bd. 8, S. 325—329.
27. Miyoshi, M., Die Durchbohrung von Membranen durch Pilzfäden. Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, Bd. 28, S. 269.
28. Nägeli, Ernährungsmechanismus der Pilze. Botan. Mitteilungen, Bd. III, 1881, S. 409.
29. Nordhausen, Beiträge zur Biologie parasitärer Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 33, 1899, S. 1—46.
30. Pasteur, Études sur la bière, Paris 1876, p. 55.
31. Peklo, Die pflanzlichen Bakteriosen. Die Naturw. I, 1913, S. 480.
32. Potter, M. C., Bakterien und ihre Beziehungen zur Pflanzenpathologie. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1910, Bd. 28, S. 624—640.
33. Russell, H. L., Bacteria in their relation to vegetable tissue. Johns Hopkins Hospital Reports, 1894, Vol. III, p. 224—263.
34. Smith, E. F., Bacteria in relation to plant diseases, Vol. II, Publicat. of Carnegie-Inst., 1911.
35. Störmer, Karl, Obstbaumsterben und Kartoffelblattrollkrankheit. Jahresber. d. Verein. f. angew. Bot., Bd. VII, 1910, S. 119—170.
36. Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. II, 3. Aufl., 1908.
37. Strasburger, Jost usw., Lehrbuch der Botanik, 2. Aufl., 1910.
38. Strasburger, Leitungsbahnen. Histol. Beiträge, Bd. III, 1891.
39. — —, Über das Saftsteigen. Histol. Beiträge, Bd. V, 1893.
40. Di Vestea, De l'absence des microbes dans les tissus végétaux. Annales de l'Inst. Pasteur, 1888, p. 670.
41. Vouk, V., Die Lebensgemeinschaften der Bakterien mit einigen höheren und niederen Pflanzen. Die Naturw. I, 1913, S. 81—86.
42. Wagner, R. J., Über bakterizide Stoffe in gesunden und kranken Pflanzen. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1915, Bd. 42, S. 613.
43. Wehmer, Holzansteckungsversuche mit *Coniophora*, *Trametes* und *Polyporus*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1914, Bd. 32, S. 568.
44. Zinsser, Über das Verhalten von Bakterien, insbesondere von Knöllchenbakterien, im lebenden pflanzlichen Gewebe. Jahrb. f. wiss. Bot., 1897, Bd. 30, S. 423—452.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band LVII.

Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus.

Von

Peter Stark.

Mit 53 Textfiguren.

Einleitung.

Über den Einfluß, den eine Verwundung auf den pflanzlichen Organismus ausübt, sind schon die mannigfaltigsten Tatsachen bekannt geworden. Mitunter tritt der Erfolg nicht äußerlich zutage, sondern er beschränkt sich auf Umgestaltungen im Zellinnern. Hierher gehören die Protoplasmazusammenballungen (27, 36), die traumatotaktischen Wanderungen von Kernen und Chromatophoren (10, 24, 27, 29, 39, 41, 47) und schließlich die Plasmaströmungen (14, 18, 21, 29), die sich bei den verschiedensten Objekten in den verletzten Zellen nachweisen lassen. Solche inneren Zellvorgänge können natürlich als Begleiterscheinung auch da auftreten, wo die Verwundung zu einer äußerlich sichtbaren Reaktion, zu einer Wundkrümmung führt. Tatsächlich wurde dies von Porodko (36) für traumatotropisch reagierende Wurzeln nachgewiesen.

Der äußere Erfolg einer Verwundung kann sehr verschiedener Natur sein. In vielen Fällen läßt sich erkennen, daß nicht die Verwundung als solche, sondern die Entfernung oder Ausschaltung eines Organs das wirksame Agens ist. Hierher gehört das weite Gebiet der Korrelations- und Regenerationsvorgänge. Uns interessieren hier aber vor allem jene Fälle, wo der traumatische Eingriff selbst als Reizursache anzusehen ist und zu einer bestimmt gerichteten Krümmungsbewegung führt. Man kann hier wie bei anderen Reizbewegungen Nastieen und Tropismen unterscheiden. Traumatonastisch sind die Bewegungen, die bei *Mimosa* beim An-

sengen und Abschneiden von Fiederblättchen eintreten. Ferner ist hierher das Aufrollen der Ranken bei den verschiedenartigsten Verwundungen zu rechnen. Denn Fitting hat gezeigt, daß in diesem Fall die Aufrollungsebene nicht wie beim Haptotropismus in Beziehung zum Perzeptionsort steht, sondern eindeutig festgelegt ist (7). Über diese Vorgänge existieren schon ausführliche Untersuchungen, und wir können uns daher darauf beschränken, sie an geeigneter Stelle zum Vergleich heranzuziehen.

Auch typisch traumatotropische Reaktionen sind schon seit langer Zeit bekannt, allerdings nur bei bestimmten Organen, den Wurzeln. An die berühmten Untersuchungen von Darwin (5) schloß sich eine Menge neuer Arbeiten an, die unsere Kenntnisse nach der verschiedensten Richtung erweitert haben. Es dürfte sich empfehlen, die ermittelten Tatsachen übersichtlich zusammenzustellen:

1. In höherem Maße empfindlich ist bloß die äußerste Wurzelspitze (5). Aber auch die daran sich anschließenden 2—3 mm weisen noch ein gewisses Maß von Sensibilität auf (9, 13).

2. Die Krümmung erscheint nicht am Perzeptionsort, sondern in der maximalen Wachstumszone und ist von der Wundstelle weggewendet (5). In weiterer Entfernung schließt sich daran mitunter eine positive Krümmung an, so daß eine S-Kurve zustande kommt (50).

3. Reizt man eine mehr als 5 mm von der Spitze entfernte Zone, dann entsteht rein mechanisch eine positive Krümmung, die auf den Wundort beschränkt bleibt (4, 5, 30, 42).

4. Die traumatotropische Reaktion wird durch die verschiedenste Art von Verwundung herbeigeführt: Abschneiden von kleinen Gewebepartien, Quer- und Längskerben, Schaben und Ritzen. Auch chemische und thermische Eingriffe sind wirksam (5, 23, 30, 36, 49). Bei schiefer Dekapitation krümmt sich die Wurzel nach der durch die Verletzung am längsten gebliebenen Flanke (19).

5. Wird die Wurzelspitze samt Wunde vor dem Einsetzen der Reaktion abgeschnitten, dann führt der Wurzelstumpf dennoch eine Reaktion aus (28).

6. Hindert man eine Wurzel durch Eingipsen am sofortigen Vollzug der Reaktion, so kann auch noch nach 8 Tagen bei der Freilegung eine Krümmung erscheinen, selbst dann, wenn die Wundstelle nach der Entfernung des Gipsverbandes durch Dekapitieren abgetragen wird (42).

7. Bei schwacher Äthernarkose führt eine zuvor beigebrachte Wunde noch zu einer Krümmung, während in stärkerer Narkose ein Erfolg ausbleibt, obwohl das Wachstum fortdauert (13).

8. Bei Reizung gegenüberliegender Punkte krümmt sich die Wurzel im Sinne der stärkeren Verletzung (4, 6, 13).

9. Die Reaktion wird nicht unterdrückt, wenn zwischen Perzeptions- und Krümmungszone einseitige oder doppelte Quereinschnitte, die einen geraden Leitungsweg zur Unmöglichkeit machen, angebracht werden (9, 35).

10. Verwundungen in älteren, nicht reagierenden Zonen können durch Reizleitung traumatotropische Reaktionen in den Nebenwurzeln oder im Hypokotyl herbeiführen (30, 40).

All diese Vorgänge wurden nicht nur an einem, sondern an den mannigfaltigsten Objekten festgestellt, und ziehen wir noch die Verbreitung von traumatotaktischen Reaktionen im Zellinnern der verschiedensten Gewebe, von traumatonastischen Reaktionen bei Blättern und Ranken in Betracht, berücksichtigen wir ferner, daß anderweitige Erfolge von Verwundung, Änderungen des elektrischen Verhaltens (33), der Wachstumsgeschwindigkeit (7, 48) und der Atmungsintensität (38, 46), schon bei vielen Pflanzenorganen festgestellt wurden, so erscheint es als äußerst unwahrscheinlich, daß der Traumatotropismus auf die Wurzeln beschränkt sein sollte. Tatsächlich gibt es denn auch in der Literatur einige zerstreute Angaben, die nach dieser Richtung weisen. Sperlich und Heidmann berichten von tropistischen Krümmungen, die bei Dikotyledonenkeimlingen zutage treten, wenn man Keimblätter entfernt, den Nerv durchschneidet oder das Hypokotyl selbst einseitig verletzt (15, 43). Fitting und nach ihm van der Wolk und Boysen-Jensen beschreiben ähnliche Krümmungen bei *Avena*-Koleoptilen, die an einer Flanke mit einem Einschnitt versehen werden (3, 9).

Es ist das Ziel der vorliegenden Arbeit, diesen Vorgängen im einzelnen nachzugehen und den Nachweis zu erbringen, daß tatsächlich die Wunde an sich für den Erfolg verantwortlich gemacht werden muß. Durch Ausdehnung der Experimente auf die Organe älterer Pflanzen sollte dann gleichzeitig ein Bild von der Verbreitung des Traumatotropismus im Gewächsreich geliefert werden.

Es ist mir ein Bedürfnis, an dieser Stelle Herrn Geheimrat Pfeffer für mannigfache Anregungen meinen Dank auszusprechen.

Eine vorläufige Mitteilung über die Ergebnisse erschien in den Berichten der Deutsch. Botan. Gesellschaft (Bd. 34, 1916).

Methodisches.

Die Versuche mit Keimlingen fanden größtenteils im Dunkelzimmer statt; die Temperatur in diesem Raume schwankte zwischen 23—25° C, die Feuchtigkeit betrug 55—65 %. Als Lichtquelle diente mir eine rote elektrische Birne, die nur bei *Avena* nach längerer einseitiger Einwirkung Krümmungen auszulösen vermochte. Da aber die Reizung senkrecht unter der Lichtquelle stattfand und die Versuchspflanzen nachher unter schwarze Pappzylinder gebracht wurden, so waren phototropische Reaktionen ausgeschlossen. Zum Vergleich und zur Ergänzung wurden auch zahlreiche Experimente im normalen Tageslicht angestellt; als Versuchsraum diente in diesem Falle ein Gewächshaus, und zur Vermeidung phototropischer Krümmungen wurden die Töpfe, sowie die Keimlinge die Erde durchbrachen, auf den Klinostaten verbracht. Meistens erhielt ich bessere Ausschläge, wenn die Keimlinge erst im Dunkeln bis zu der gewünschten Höhe herangezogen und dann im Licht gereizt wurden.

Die Aufzucht der Keimlinge erfolgte mit der für physiologische Zwecke unentbehrlichen Sorgfalt. Ich kann in dieser Hinsicht auf die Bemerkungen in meiner Arbeit über Kontaktreizbarkeit verweisen (44).

Die Experimente mit älteren Pflanzenorganen wurden teils im Freien, teils in den Gewächshäusern vorgenommen, immer dort, wo sich die Objekte normalerweise befanden.

Alle Versuche wurden — besonders wenn es solche prinzipieller Natur waren — mit größerem Material angestellt, häufig wiederholt, und wo es erforderlich erschien, wurden Kontrollserien angesetzt. Bei dem großen Umfang der Experimente ist es natürlich nur möglich, im folgenden eine kleine Auswahl zu geben. Es mag erwähnt werden, daß sich die Angaben auf ca. 1400 Einzelserien stützen.

Die Zeichnungen wurden zum allergrößten Teil mit der Zeichenkamera hergestellt. Nur bei manchen derberen Objekten wurde das gekrümmte Organ abgeschnitten und mit Nadeln auf Papier festgesteckt, worauf ich die Konturen mit einem harten, spitzen Bleistift nachzog.

Kap. I. Durch Amputation ausgelöste Krümmungen.

A. Versuche mit Keimpflanzen.

Versuche mit Amputation von Keimblättern haben, wie eingangs erwähnt, schon Sperlich und Heidmann angestellt. Jedoch zeigen die Resultate beider Autoren keine Übereinstimmung, was an den Versuchsbedingungen liegen mag. Sperlich (43) fand bei ganz jungen Keimlingen von *Helianthus annuus* negative Krümmungen, wenn er einen Kotyledo entfernte. Ebenso erfolgte eine Krümmung von der Wundfläche weg, wenn bei zwei gegenüberliegenden Kotyledonen die symmetrischen Hälften abgeschnitten wurden. Dagegen antworteten bei Heidmann, der indessen mit älteren Individuen von *Helianthus* arbeitete, die ihre Spitzennutation schon ausgeglichen hatten, die Hypokotyle mit einer positiven Reaktion. Entsprechend verhielten sich Keimlinge von *Ricinus Gibsonii, Mirabilis Jalapa, Lepidium sativum, Sinapis alba, Raphanus sativus, Impatiens Balsamina, Galium Aparine, Cucumis sativus, Cucurbita Pepo* und *Calendula officinalis.* Die Reizerfolge waren z. T. sehr bedeutend, daß es mitunter zu einer Horizontalstellung der Spitze kam. Die Krümmung wanderte ziemlich tief am Hypokotyl herunter und erreichte stets in der maximalen Wachstumszone ihr größtes Ausmaß. Das Reaktionsbild erlitt keine Veränderung, wenn die Schnittfläche mit Vaseline verklebt wurde (15). Die Krümmungen vollzogen sich sowohl im Licht als auch in der Dunkelheit.

Meine eigenen Versuche, die z. T. mit denselben, z. T. mit neuen Arten *(Agrostemma Githago, Lupinus albus, Linum usitatissimum, Ricinus communis, Silybum Marianum)* angestellt wurden, stehen mit denen von Heidmann durchaus im Einklang, so daß wir es offenbar mit einer sehr verbreiteten Erscheinung zu tun haben. Die Zahl der Krümmungen, die Stärke des Ausschlags und die Reaktionszeit sind in hohem Maße abhängig von der Wachstumsgeschwindigkeit und der Derbe des Objekts. Während zartere Formen, wie *Agrostemma* und *Sinapis*, schon nach kurzer Zeit sehr stark gekrümmt sind, erscheint bei *Cucurbita, Lupinus* und *Ricinus* die Reaktion erst nach 1—3 Tagen und ist lange nicht so ausgeprägt (Tab. I, Fig. 1, 2). Auch hinsichtlich des Krümmungsausgleichs bestehen von Art zu Art Verschiedenheiten, bei der einen bleibt die Reaktion sehr lange oder dauernd

bestehen, bei der anderen (z. B. *Agrostemma*) beginnt bald nach der Erreichung des stärksten Ausschlags die rückläufige Bewegung einzusetzen. Erwähnung verdient, daß die Experimente fast ausnahmslos im Licht zu einem besseren Ergebnis führten als im Dunkeln. Hier waren die Reaktionen meist schwächer und spärlicher *(Cucurbita, Agrostemma, Ricinus)* oder sie blieben überhaupt aus *(Lupinus, Helianthus)*. Worauf dieser Einfluß des Lichtes beruht, ist noch nicht ganz klar; jedoch ist es wahrscheinlich, daß im Tageslicht die an sich schon bestehende Krümmungstendenz durch die noch hinzukommende Differenz in der Assimilationstätigkeit verstärkt wird; darauf deutet die Tatsache hin, daß — wie spätere Ausführungen zeigen werden — bei anders gearteten Verletzungen (ohne Amputation des Kotyledo) die Verhältnisse gerade umgekehrt liegen, daß also Dunkelkulturen viel auffälligere Resultate geben. Daß aber zweifellos die Assimilation keineswegs der einzig maßgebende Faktor ist, kann man daraus ersehen, daß Reaktionen eben auch im Dunkeln eintreten, und dies ist bei *Silybum* (Tab. I) sogar bei allen Individuen der Fall. Ich bemerke noch, daß *Phaseolus vulgaris* weder im Licht noch im Dunkeln auf die Amputation eines Keimblattes reagiert. Dies ist deshalb wichtig, weil schon ganz leichte, oberflächliche Verletzungen des Hypokotyls zu einer starken Krümmung führen.

Fig. 1. *Cucurbita*. Kotyledo ab.

Fig. 2. *Sinapis*. Kotyledo ab.

Tabelle I. (Kotyledo abgeschnitten.)

Versuchspflanze	Beleuchtung	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:						
			3 h	6 h	9 h	24 h	48 h	72 h	96 h
Agrostemma Githago	Licht	19	—	17	17	17	17	—	—
Cucurbita Pepo	"	11	—	2	3	5	10	10	—
Helianthus annuus	"	10	—	1	3	5	6	8	—
Lupinus albus	"	26	0	0	0	4	8	15	18
Phaseolus vulgaris	"	23	0	0	0	0	0	0	0
Ricinus communis	"	16	1	6	6	9	10	10	10
Sinapis alba	"	29	16	19	23	26	27	27	27
Silybum Marianum	Dunkel	18	11	18	18	18	18	18	18

Die Versuche wurden noch in der mannigfaltigsten Weise variiert. Schneidet man den einen Kotyledo nur halb ab, dann sind die Reaktionen stark gehemmt *(Agrostemma, Silybum)* oder sie bleiben ganz aus *(Helianthus, Lupinus)*. Wird der eine Kotyledo mehrere Tage vor dem Einquellen oder beim Einquellen entfernt, dann wachsen die meisten Hypokotyle gerade empor *(Lupinus)*. Jedoch muß betont werden, daß in diesem Falle die Mehrzahl der Versuchspflanzen infolge des Eingriffs zugrunde ging.

Werden beide Kotyledonen gleichzeitig abgeschnitten, dann bleibt ein Reizerfolg, wie ja zu erwarten ist, aus; ein solcher läßt sich bloß dann erzielen, wenn man den einen Kotyledo ganz, den anderen bloß halb entfernt. Dann zeigen sich vereinzelte schwache Reaktionen im Sinne des stärkeren Eingriffs *(Agrostemma)*. Läßt man Keimlinge, denen der eine Kotyledo amputiert wurde, erst ihre Krümmung vollziehen und schneidet dann nachträglich auch das zweite Keimblatt weg, dann äußert sich der Einfluß der späteren Verletzung zumeist bloß darin, daß die Geradstreckung sich rascher abspielt *(Agrostemma, Lupinus, Sinapis)*; nur in seltenen Fällen wurde neben dem beschleunigten Ausgleich bei einzelnen Individuen auch ein völliger Umschlag beobachtet *(Cucurbita)*.

Die bisherigen Experimente bezogen sich alle auf das Verhalten von Hypokotylen. Daß auch bei Epikotylen kein prinzipieller Unterschied besteht, zeigten Versuche mit *Phaseolus multiflorus*. Keimstengel von ca. 4 cm Höhe wurden eines ihrer Kotyledonen beraubt, und von den 24 derartigen Individuen krümmten sich 8 — allerdings nur in unbedeutendem Maße — nach der Wundflanke. Wurden Keimlinge von *Lupinus albus* mit ausgewachsenem Hypokotyl in derselben Weise behandelt, dann konnte kein derartiger Reizerfolg im darüberstehenden Internodium beobachtet werden. Das liegt jedoch vielleicht bloß daran, daß es im Lichte überhaupt nur mäßig in die Länge wächst.

2. Versuche mit älteren Pflanzen.

An die Versuche mit Keimlingen schlossen sich solche mit älteren Gewächshaus- und Freilandpflanzen an. Sie erstreckten sich auf weit über 100 Arten und absichtlich wurden die Vertreter der verschiedensten systematischen Gruppen herangezogen. Es sollen hier aber nur einige Belege gegeben werden. Die Eingriffe waren im wesentlichen folgender Art:

1. Die seitliche Hälfte einer Lamina wurde entfernt. Von 24 derartig behandelten Arten gaben nicht weniger als 16, also $^2/_3$, ein positives Resultat. Bei Formen mit wenig ausgebildetem Blattstiel äußerte sich die Reaktion vornehmlich in der Blattspreite

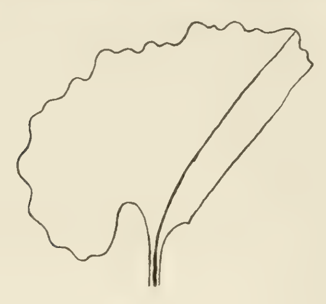


Fig. 3.
Sisymbrium Alliaria.
Laminahälfte amputiert.



Fig. 4.
Ficaria ranunculoides.
Laminahälfte amputiert.

selbst *(Primula elatior, Prunus apricosa, Sisymbrium Alliaria, Syringa vulgaris).* Der Hauptnerv krümmte sich der Wundflanke zu, und da hierzu erhebliche Wachstumverschiebungen in der intakten Laminahälfte erforderlich sind, so dauerte es ziemlich lange, meistens einen Tag, bis der Erfolg zu erkennen war (Fig. 3). Besonders auffällig war die Reaktion bei einem Farn, *Diplacium ceylanicum.* Wurde hier die eine Spreitenhälfte nicht entfernt, sondern bloß die Lamina von der Spitze

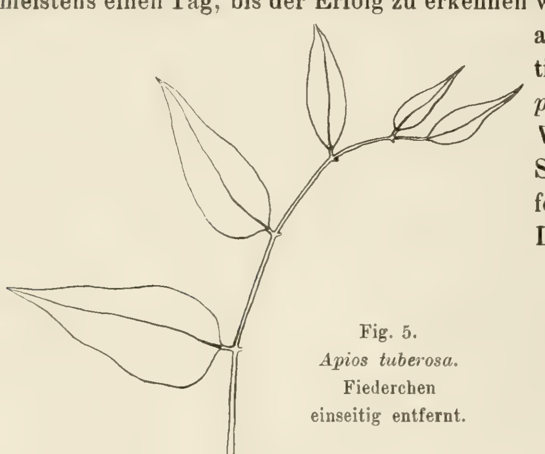


Fig. 5.
Apios tuberosa.
Fiederchen
einseitig entfernt.

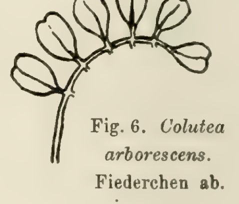


Fig. 6. *Colutea arborescens.*
Fiederchen ab.

aus dem Nerv entlang gespalten, so begannen sich die beiden Teilhälften der Krümmung entsprechend übereinander zu schieben, so daß eine schwalbenschwanzartige Figur zustande kam. Bei Arten mit langgestielten Blättern *(Acer platanoides, Viola odorata, Ribes*

rubrum, Ficaria ranunculoides) tritt die Krümmung entweder bloß im Stiele zutage oder Blattstiel und Blattnerv schließen sich zu einem einheitlichen Krümmungsbogen zusammen. Die Reaktion pflanzt sich hierbei oft um ein beträchtliches Stück von der Wund-

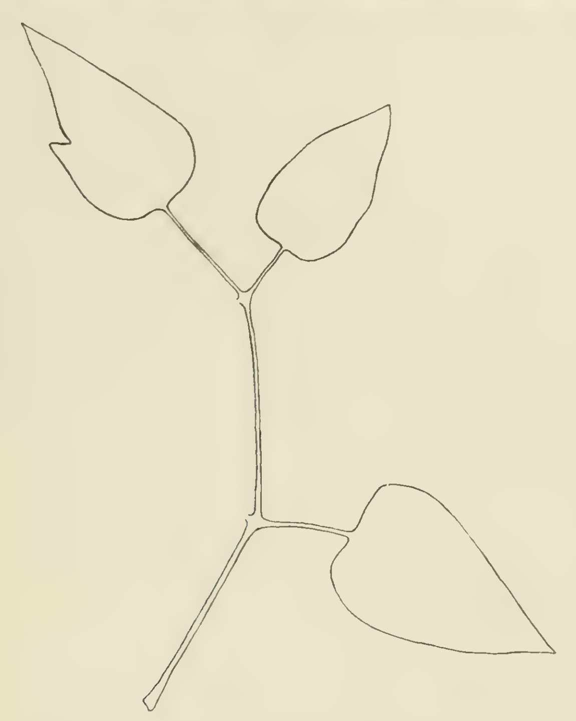


Fig. 7. *Clematis vitalba.* Fiederchen einseitig ab.

stelle fort (Fig. 4). Daraus folgt, daß sie nicht rein mechanisch durch lokale Wachstumshemmung erklärt werden kann.

2. Fiederblättchen eines gefiederten Blattes einseitig abgeschnitten. Von 91 untersuchten Arten lieferten 58, d. h. wiederum $^2/_3$ deutliche Reaktionen. Besonders günstige Erfolge erzielte ich mit Rosaceen *(Rosa, Rubus, Spiraea)*, Papilionaceen *(Amorpha, Apios, Colutea, Glycyrrhiza, Phaseolus;* Fig. 5, 6) und Ranunculaceen *(Aquilegia, Clematis, Thalictrum;* Fig. 7, 8). Das Ausmaß der Krümmungen ist aus den beigefügten Figuren zu ersehen. Von dem Krümmungsverlauf gibt Tabelle II eine Vorstellung. Am raschesten

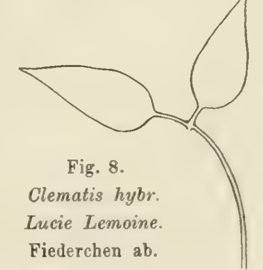


Fig. 8.
Clematis hybr. Lucie Lemoine.
Fiederchen ab.

vollziehen sich die Vorgänge — sowohl Krümmung als auch Geradstreckung — bei *Clematis*-Arten, von denen nur zwei als Beleg angeführt sind. Schon nach 3 Stunden hat über die Hälfte reagiert, bei einzelnen Individuen ist der Erfolg sogar schon nach $^1/_3$—1 Stunde zu erkennen. Die Mehrzahl der Arten zeichnet sich aber durch ein trägeres Verhalten aus, und am Endpunkte der Linie steht *Thalictrum glaucum*, bei dem sich noch nach 4 Tagen weitere Nachzügler einstellten. Wird bei Blättern mit mehreren Fiederpaaren bloß ein einziges Fiederblättchen entfernt, dann greift dessenungeachtet die Reaktion mitunter in den Bereich der Nachbarfiederchen über *(Pterocarya)*.

Tabelle II. (Fiederchen einseitig ab.)

Versuchspflanze	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:						
		3 h	6 h	24 h	48 h	72 h	96 h	〉96 h
Aegopodium Podagraria	10	0	—	4	5	9	10	—
Apios tuberosa . . .	11	2	5	6	11	11	11	—
Clematis tubulosa . .	20	13	15	15	15	15	15	—
„ *vitalba* . . .	14	9	11	11	11	11	11	—
Phaseolus multiflorus .	11	3	4	7	9	10	—	—
Pterocarya fraxinifolia .	21	5	—	16	19	20	20	—
Rosa, Gruß an Teplitz .	14	2	3	9	9	9	9	—
„ Creamson Rambler	10	0	1	3	5	7	8	—
Sambucus nigra . . .	38	5	12	17	21	21	21	—
Spiraea Ulmaria . . .	10	0	3	3	5	6	8	—
Thalictrum glaucum . .	10	0	0	0	0	3	6	9

3. Blatt abgeschnitten. Die bisherigen Reaktionen erfolgten im Blattorgan selber. Es war nun die Frage zu beantworten, ob durch Amputation des ganzen Blattes, ähnlich wie bei den Keimlingen, die Sproßachse selbst zu Krümmungen veranlaßt werden kann. Dies ist nun tatsächlich der Fall. Bei der Hälfte der untersuchten Arten (9 von 18) war der Eingriff von dem erwarteten Erfolg begleitet. Dabei wurden sehr häufig bedeutende Reizleitungen beobachtet. Fig. 9 zeigt, wie diese sowohl nach der Sproßspitze als auch basalwärts fortschreiten, Fig. 10, daß hierbei auch mehrere Internodien in Mitleidenschaft gezogen werden können. Das Beispiel von *Sonchus palustris* verdient deshalb Beachtung, weil hier ein ganz kleines Hochblättchen entfernt wurde, und die Krümmung bis in eine Stengelregion hinabgriff, wo der Durchmesser schon 6 mm betrug.

Tabelle III. (Blatt oder Blattzeile abgeschnitten)

Versuchspflanze	Eingriff	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:					
			3^{h}	6^{h}	24^{h}	48^{h}	72^{h}	96^{h}
Clematis paniculata . .	Blatt ab	13	2	8	9	—	—	—
Coleus scutellarioides .	„ „	10	0	0	0	3	4	6
Hydrangea opuloides .	„ „	13	0	1	5	6	—	—
Sonchus palustris . .	„ „	9	3	4	8	9	9	—
Deutzia sp.	Blattzeile ab	9	0	0	7	7	7	7
Diervillea floribunda .	„ „	11	0	0	6	8	9	10
Eucalyptus globulus . .	„ „	11	0	1	3	3	5	6
Ludovica palustris . .	„ „	6	0	0	6	6	—	—
„ *Mülertii* . .	„ „	11	0	0	7	7	—	—
Plectranthus glaucocalyx	„ „	10	3	6	6	6	—	—

4. Blattzeile abgeschnitten. Durch diesen derberen Eingriff können auch bei stärkeren Sprossen, die bei Entfernung eines einzelnen Blattes gerade bleiben, Reaktionen erzielt werden. Wenn hier von 24 herangezogenen Arten nur 6 ein positives Resultat ergaben, so liegt dies eben daran, daß für die Versuche hauptsächlich verholzte Formen ausgewählt wurden. Aber auch hier war in manchen Fällen ein bedeutender Erfolg zu verzeichnen (*Eucalyptus*, *Deutzia*, *Diervillea*, Tab. III). Doch erfolgten, der geringeren Reaktionsfähigkeit entsprechend, die Krümmungen frühestens am folgenden Tage.

5. Astzeile entfernt. Der einzige derartige Versuch erstreckte sich auf *Pilea callitrichoides*. Von 10 Sprossen krümmten sich 9 der Wundflanke zu, allerdings erst am 3. und 4. Tage.

Fig. 9. *Clematis paniculata.* Blatt ab; die übrigen Blätter nur z. T. gezeichnet.

Fig. 10. *Sonchus palustris.* Hochblatt amputiert (Pfeil!); etwas schematisch: die punktierten Linien bedeuten die Internodiengrenzen, d. Ringe die Blattansatzstellen.

6. Blüte entfernt. 9 derartige Serien verliefen durchaus negativ. Leider wurde versäumt, *Clematis*-Arten, bei denen man nach ihrem sonstigen Verhalten am ehesten noch einen Erfolg hätte erwarten können, mit heranzuziehen.

7. Infloreszenz einseitig beschnitten. Um dem Einwand entgegenzutreten, der negative Erfolg der soeben behandelten Versuche beruhe nur darauf, daß die Amputation sich in diesem Falle auf Organe erstreckt, die keinen absteigenden Strom von Assimilaten bewirken, wurden die Experimente auf ganze Blütenstände ausgedehnt, die einseitig ihrer Blüten oder ihrer ganzen Seitenachsen beraubt wurden. Jetzt nahmen 6 Serien einen positiven Verlauf. Sehr schön und auffällig waren die Reaktionen bei *Foeniculum vulgare* und *Silaus tenuifolius.* Bei *Saponaria officinalis* wurde die Krümmung zum Teil ins übernächste Internodium herabgeleitet.

8. Perigonblätter entfernt. Trotz einer sehr erheblichen Anzahl von Serien (41 Arten) wurden nur in einem Falle — bei *Trollius europaeus* — unbedeutende Krümmungen des Blütenstieles beobachtet. Versuche mit Amputation von Antheren oder Karpellen wurden nicht angestellt.

Ein Überblick über die geschilderten Experimente zeigt, daß die nach der Schnittwunde sich wendenden Krümmungen eine im Pflanzenreich ungemein verbreitete Erscheinung darstellen. Ich habe es aber bisher mit Absicht vermieden, den Ausdruck „Traumatotropismus" anzuwenden. Lassen doch die Vorgänge zunächst die verschiedenste Deutung zu. Man könnte dabei an folgende Faktoren denken: 1) rein mechanisch wirkende lokale Wachstumshemmung; 2) Transpirationsverlust (Welkungsvorgänge); 3) einseitiger Mangel an Nährstoffen; 4) Korrelationen, bedingt durch das Fehlen von Organen und Organteilen.

Die beiden ersten Möglichkeiten können wir von vornherein ausschließen. Rein mechanisch wirkende Wachstumhemmung kann überall dort nicht vorliegen, wo — und dies ist die Mehrzahl der Fälle — die Krümmung in erheblichem Maß über die Wundstelle hinausgreift. Gegen die zweite Deutung sprechen Versuche, die unter Wasser angestellt wurden. Auch hier vollzogen Blätter von *Clematis vitalba, Cl. tubulosa* und gärtnerischen *Rosa*-Formen ihre Reaktionen, sei es, daß die Fiederchen sofort oder erst nach mehrstündigem Aufenthalt im Wasser abgeschnitten wurden.

Die dritte Interpretierung ist diejenige, die Heidmann seinen oben erwähnten Versuchen gibt. Er sagt: „Dadurch, daß von einer

Keimpflanze der eine Kotyledo oder ein Teil desselben entfernt wird, tritt eine einseitige Störung im Wachstum der Pflanze ein, da der einen Symmetriehälfte nun weniger Reservestoffe und eventuell auch Assimilationsprodukte, welche in den Kotyledonen gebildet worden waren, zukommen." Wir werden uns mit dieser Erklärungsweise später noch näher zu befassen haben. Ich will hier nur auf zwei Tatsachen hinweisen, die ihr ungünstig sind; einmal nämlich, daß Reaktionen auch dann auftreten, wenn Blüten abgeschnitten werden, und ferner, wenn *Rosa*-Blätter erst nach 12-stündigem Aufenthalt im Dunkeln ihrer Seitenfiederchen beraubt werden. Ist doch anzunehmen, daß im letzteren Fall die Assimilationsprodukte der intakten Hälfte aufgebraucht sind.

Wenden wir uns schließlich noch der vierten Deutung zu. Wird z. B. ein Blatt einseitig seiner Fiederchen beraubt, dann werden die Leitungsbahnen im Blattstiel nur noch einseitig beansprucht, und es wäre verständlich, daß infolgedessen die Wundflanke verkümmert, nicht mehr in derselben Weise wächst, und somit eine Krümmung nach der beobachteten Richtung erfolgt. Von Bedeutung ist in dieser Hinsicht, daß tatsächlich Jost (16) bei Keimlingen, denen ein Kotyledo amputiert wurde, solche Verkümmerungserscheinungen anatomisch feststellen und den Nachweis erbringen konnte, daß sie keine direkte Folge der Verwundung sind. Dasselbe könnte ja in allen geschilderten Versuchen der Fall sein. Ich will nicht versäumen, an dieser Stelle auch auf einige Beobachtungen von Goebel hinzuweisen (12). Goebel fand, daß, wenn man bei einem paarig gefiederten Blatt eines der beiden vordersten Fiederchen entfernt, sich das andere in die terminale Lage begibt *(Robinia, Cassia, Leucaena, Mimosa).* Also auch hier finden Zuwendungen zu der Wundstelle statt, die allerdings durch Variationsbewegungen ausgeführt werden. „Daß es sich hier nicht um Wundreaktionen handelt, geht daraus hervor, daß solche Verstellungen auch dann eintreten, wenn die Fiederchen zufällig auf einer Seite kümmerlich ausgebildet sind. Auch können solche Reaktionen durch Überziehen des Blattes mit Kakaobutter erzielt werden." Die Unabhängigkeit dieser Vorgänge von der Transpiration wurde dann durch Versuche unter Wasser erwiesen. Goebel kommt somit zum Schluß, daß es sich um typische Korrelationsprozesse handelt, die durch einseitige Funktionshemmung bedingt sind.

Es ist sher wahrscheinlich, daß solche Korrelationen auch in unseren Versuchen mitwirken, besonders in den Fällen, wo sich

die Reaktionen sehr langsam vollziehen. Experimente, in denen die Fiederblättchen der einen Seite mit Vaseline überzogen wurden, führten zu keinem eindeutigen Resultat. 13 Serien verliefen überhaupt ergebnislos. Bloß in einem Fall — bei einer Rosensorte (Gruß aus Teplitz) — reagierten von 10 Blättern 7 deutlich positiv. Dem steht aber eine andere Serie mit *Clematis vitalba* gegenüber, wo von ebensoviel Blättern 9 ausgesprochen negative Krümmungen vollzogen. Nun läßt sich aber der Einfluß der Vaseline nicht genau übersehen, da sie sowohl die Transpiration verhindert — also den Turgor erhöht — als auch die Assimilation hemmt und damit den Strom der Assimilate herabsetzt. So mag vielleicht das gegensätzliche Verhalten in den beiden genannten Experimenten seine Erklärung finden. Sucht man nur die Assimilation einseitig auszuschalten, indem man die Fiederchen der einen Flanke mit lockeren, schwarzen Papierhüllen umgibt, dann treten sehr starke negative Krümmungen auf, die offenbar phototropischer Natur sind *(Cl. vitalba)*.

Fassen wir zusammen, so können wir feststellen, daß die geschilderten Tatsachen noch nicht ausreichen, den traumatotropischen Charakter der positiven Krümmungen zu erweisen. Es ist durchaus erforderlich, die Vorgänge weiter zu zergliedern und insbesondere den Einfluß von Verwundungen zu untersuchen, die nicht gleichzeitig mit der Entfernung von Organen verknüpft sind. Im folgenden werden wir solche Eingriffe gesondert behandeln, je nachdem sie sich auf Blatt- oder Achsenorgane beziehen.

Kap. II. Der Erfolg von Quereinschnitten.

1. Versuche mit Keimpflanzen.

Es zeigte sich sehr bald, daß das Reaktionsbild in den meisten Fällen keine wesentliche Änderung erleidet, wenn man, statt einen Kotyledo zu amputieren, unterhalb seiner Ansatzstelle einen Einschnitt macht, der etwa auf $^1/_3$ des Durchmessers in das Hypokotyl eindringt. Der Erfolg ist fast durchweg bei etiolierten Keimlingen größer als bei solchen, die am Lichte herangewachsen sind. Dies gibt sich, wie aus Tab. IV zu ersehen ist, sowohl in der Zahl der Reaktionen als auch in der Reaktionszeit zu erkennen. Dies Verhalten läßt sich in sehr einfacher Weise aus der verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeit erklären, und ich erwähne es nur des-

halb, weil hierin, wie schon oben erwähnt, ein Gegensatz zu den Serien mit amputiertem Kotyledo besteht. In zeitlicher Hinsicht bietet der Krümmungsverlauf nicht viel Bemerkenswertes. Im allgemeinen spielt sich die Reaktion, insbesondere der Krümmungsausgleich rascher ab als bei Entfernung eines Keimblattes. Hypokotyle und Epikotyle (*Vicia Faba*, *Phaseolus multiflorus*) reagieren genau in derselben Weise. Besondere Erwähnung verdient, daß die stärksten und zahlreichsten Reaktionen gerade bei dem Objekt erscheinen, bei dem das Abschneiden des Kotyledo ohne jede Wirkung war, nämlich bei *Phaseolus vulgaris*. Bei den meisten Arten bleibt die Krümmung nicht auf die Nachbarschaft der Wunde beschränkt, sondern sie schreitet bis zur Basis des Keimstengels herab (Fig. 11). Die Stelle stärkster Krümmung richtet sich nicht nach der Lage des Schnittes, sondern nach der Zone des maximalen Wachstums.



Fig. 11. *Phaseolus vulgaris*. Kerbe hoch.

Tabelle IV. (Kerbe an der Spitze des Keimstengels.)

Versuchspflanze	Beleuchtung	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:						Reagiert in %
			3 h	6 h	9 h	24 h	48 h	72 h	
Helianthus annuus . .	hell	47	7	10	14	24	34	36	77
" " . .	dunkel	14	7	7	7	10	11	—	79
Phaseolus vulgaris . .	hell	18	6	9	9	—	—	—	50
" " . .	dunkel	39	27	33	38	39	39	39	100
Sinapis alba	hell	8	0	0	0	1	3	3	38
" "	dunkel	13	8	10	10	—	—	—	78
Vicia Faba	hell	14	0	0	0	0	0	0	0
" "	dunkel	16	0	1	7	7	7	—	44

Bringt man die Kerbe an der Basis des Keimstengels an, dann ist der Erfolg von Art zu Art sehr verschieden. Während Einschnitte an der Spitze bei allen untersuchten Arten wirksam waren, verliefen die Serien mit basaler Verletzung vielfach negativ (*Ricinus*, *Cucurbita*, *Silybum*, *Vicia Faba*). Aber auch bei den reagierenden Arten war die Zahl der Krümmungen stets erheblich niedriger als bei entsprechender Spitzenverletzung (Tab. V).

Tabelle V. (Kerbe im Keimstengel; dunkel.)

Versuchspflanze	Lage der Kerbe	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:						Reakt. in %
			3 h	6 h	9 h	24 h	48 h	72 h	
Agrostemma Githago	hoch	19	6	9	9	—	—	—	50
„ „	tief	18	4	4	4	4	—	—	22
Lupinus albus	hoch	18	—	4	5	6	7	10	56
„ „	tief	20	—	1	1	3	3	—	15
Phaseolus vulgaris	hoch	39	27	33	38	39	39	39	100
„ „	tief	25	11	14	15	15	15	15	60
Ricinus communis	hoch	10	4	4	4	5	6	7	70
„ „	tief	13	0	0	0	0	0	0	0
Vaccaria parviflora	hoch	11	6	7	7	9	—	—	82
„ „	tief	14	1	1	1	1	—	—	7
Phaseolus multiflorus	hoch	13	8	10	11	—	—	—	85
„ „	tief	20	4	6	7	—	—	—	35

Das mag vielleicht bloß daran liegen, daß das Wachstum vornehmlich in der oberen Hälfte des Keimstengels erfolgt. Hierauf deutet das Verhalten dieser Formen in verschiedenen Altersphasen hin. Wählt man ganz junges Material, bei dem noch etwa der ganze Stengel in Streckung begriffen ist, dann ist die Zahl der Reaktionen am größten, und je älter die Versuchsserien sind, je mehr sich also das Wachstum auf die Spitzenregion beschränkt, desto spärlicher werden die reagierenden Individuen. Gleichzeitig ändert sich aber das Reaktionsbild noch in anderer Hinsicht. Bei jungen Serien nimmt fast stets die verletzte Zone an der Krümmung teil; damit ist aber nicht gesagt, daß der Reizerfolg auch zuerst an der Schnittstelle sichtbar würde. Vielmehr tritt die Reaktion entweder gleichzeitig am ganzen Keimstengel in die Erscheinung, oder aber sie tritt zuerst in der Spitze auf und wandert den Stengel herab. Jedenfalls aber nimmt die Basis nach Maßgabe des noch vorhandenen Wachstums an dem Vorgang teil. Bei älteren Individuen dagegen erscheint die Krümmung überhaupt bloß in der Spitze, und Reaktions- und Perzeptionszone sind infolge des erloschenen basalen Wachstums voneinander getrennt (Fig. 12). Es bestehen in dieser Hinsicht also ganz entsprechende Verhältnisse wie bei der Kontaktreizbarkeit (44).



Fig. 12. *Phaseolus vulgaris.* Kerbe tief.

Man könnte noch die Frage aufwerfen, ob die Lage des Quereinschnittes zu den Keimblättern von Bedeutung ist. Versuche nach dieser Richtung wurden mit *Helianthus annuus* und *Phaseolus vulgaris* angestellt. Bei der einen Versuchsserie wurde der Einschnitt genau senkrecht unter einem Keimblatt angebracht, bei der Parallelserie in der Mitte zwischen den beiden Kotyledonen. Ein Unterschied im Verhalten der beiden Vergleichsserien wurde nicht beobachtet.

Weiterhin wurde im Anschluß an die Experimente mit basaler Reizung des Hypokotyls, die eine deutliche Reizleitung in akropetaler Richtung ergeben hatten, untersucht, ob auch durch Verletzung des Hypokotyls eine Krümmung im Epikotyl erzielt werden kann. Keimlinge von *Lupinus albus* wurden an der Spitze des nahezu ausgewachsenen Hypokotyls mit einem Einschnitt versehen. Es entstand aber nur eine lokale Krümmung, die nicht auf das Epikotyl übergriff.

Mit größerer Ausführlichkeit wurden schließlich die Experimente auf Gramineen-Keimscheiden ausgedehnt. Darüber hat schon Fitting, und zwar bei *Avena*, einige Erfahrungen gesammelt: „Bei vielen Keimblättern von *Avena* tritt nach einseitiger Verwundung zwischen Basis und Spitze zunächst eine, wenn auch nur geringe Wegkrümmung von der Wundstelle ein, die sich hauptsächlich in den basalen Teilen der Koleoptilen, manchmal auch im Spitzenteil geltend macht. Nach einigen weiteren Stunden erfolgt dagegen eine meist etwas ausgesprochenere Krümmung nach der Wunde hin, und zwar im allgemeinen bei ähnlich vielen Keimlingen (60 bis 70 %), wie sich zuvor entgegengesetzt gekrümmt hatten. Sie bleibt auf den basalen Teil beschränkt.“ Einschnitte in die Koleoptilspitze waren von viel geringerer Wirkung. Die Wegkrümmung trat nur höchst selten ein, dagegen erschien auch hier nach ca. 8 Stunden eine positive Krümmung, allerdings nur bei 38 % (9).

Meine eigenen Experimente zeigten denen Fittings gegenüber einige bemerkenswerte Abweichungen. Zunächst blieb die negative Vorphase überhaupt aus. Dafür setzte aber die positive Krümmung oft schon 10 Minuten nach der Reizung ein, und in einem Versuch waren nach 2 Stunden schon alle Individuen gekrümmt. Im Einklang mit dieser rascheren Reaktionsfähigkeit stehen auch die stärkeren Ausschläge. Es wurden bei basaler Verletzung Ablenkungen von 90° beobachtet (Fig. 13). Ob diese Unterschiede darauf beruhten, daß Fitting mit einer anderen Sorte arbeitete

— ich verwendete „weißen Fahnen“ von Haage und Schmidt — oder ob die Differenzen durch die Art der Aufzucht bedingt waren, vermag ich nicht zu entscheiden. Ich bemerke nur, daß die Versuche mit *Avena* nicht vereinzelt dastehen, sondern daß Experimente mit *Hordeum, Secale* und *Triticum* im wesentlichen zu denselben Ergebnissen führten. In einer Hinsicht freilich besteht Übereinstimmung mit Fittings Resultaten. Die Reizung tiefer gelegener Zonen war stets — nach der Stärke der Krümmung bemessen — wirksamer als eine solche der Koleoptilspitze; auch in der Zahl der Reaktionen kommt dieser Unterschied — wenigstens bei *Hordeum, Secale* und *Triticum* (Tab. VI) — zum Ausdruck.

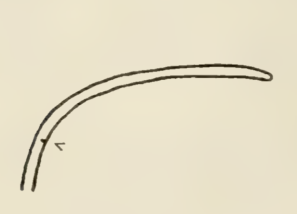


Fig. 13. *Avena.* Kerbe tief.



Fig. 14. *Hordeum.* Kerbe tief, nach 40 Min.

Die Krümmung pflanzte sich gewöhnlich sowohl in basipetaler als auch in akropetaler Richtung fort, so daß zumeist die ganze Koleoptile an der Reaktion teilnahm. Die Leitung erstreckte sich bei älterem Material mitunter auf Zonen von 3 cm. Dabei wurden Distanzen von 1 cm oft in 15—20 Minuten zurückgelegt (Fig. 14).

Tabelle VI. (Quereinschnitte in die Koleoptile, dunkel.)

Versuchspflanze	Lage der Kerbe	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:			Dasselbe in Prozent		
			1^h	2^h	3^h	1^h	2^h	3^h
Avena sativa	hoch	52	35	52	52	67	100	100
„ „	tief	20	7	14	18	35	70	90
Hordeum vulgare . . .	hoch	25	8	12	14	32	48	56
„ „ . . .	tief	23	9	15	15	39	63	63
Secale cereale . . .	hoch	26	15	17	17	55	65	65
„ „	tief	8	6	7	7	75	88	88
Triticum vulgare . . .	hoch	18	13	14	16	72	78	83
„ „	tief	10	10	10	10	100	100	100

Zum Vergleich wurden auch einige Gramineen mit stark entwickeltem Hypokotyl herangezogen *(Panicum, Sorghum, Phalaris, Zea).* Es zeigte sich, daß sowohl Verletzung des Hypokotyls, wie auch solche der Koleoptile zu einer Krümmung führt. Wird die Koleoptilspitze einseitig eingeschnitten, so greift die Reaktion mitunter in das Hypokotyl über *(Phalaris)* oder sie macht sich sogar in einzelnen Fällen bloß im Hypokotyl bemerkbar *(Panicum, Sorghum).* In all diesen Punkten zeigen die Wundkrümmungen der Gräser die schönste Übereinstimmung mit dem Haptotropismus.

Einige Versuche galten noch der Frage, ob die Krümmungen vielleicht durch Wasserverlust bedingt sind. Schon Fitting schloß eine solche Deutung aus durch Experimente, bei denen einseitig verletzte Koleoptilspitzen mit einem wasserbergenden Glasröhrchen überzogen wurden. Ich selbst ging in etwas anderer Weise vor. Kulturen von *Avena*, *Secale* und *Hordeum* wurden derart in ein Wasserbecken eingetaucht, daß die Basis der Koleoptile — etwa 1 cm — im Wasser stand. Dann wurden nach einigen Stunden unter dem Flüssigkeitsspiegel Kerben beigebracht. Alle Versuche verliefen ganz normal.

Halten wir zum Schlusse die Versuche mit Gramineen denen mit Dikotyledonenkeimlingen gegenüber, so fällt, abgesehen von der stark verkürzten Reaktionszeit (ca. 1 Stunde), vor allem die hohe Empfindlichkeit basaler Regionen auf. Daß dies nicht lediglich an der verschiedenen Wachstumsverteilung liegt, sondern daß wir hier wirkliche Unterschiede in der Sensibilität vor uns haben, wird in späteren Versuchen erwiesen werden.

2. Versuche mit älteren Pflanzen.

Über die Versuche mit älteren Pflanzen kann ich mich hier, da sie ja nur eine Bestätigung des bisherigen bilden sollten, kurz fassen. Das Verhalten der Sprosse wurde bei 12, das der Blattstiele bei 20 Arten untersucht. In beiden Fällen führten vier Serien zu einem positiven Ergebnis (Tab. VII, Fig. 15, 16). Die Sprosse reagierten meist schon nach 6 Stunden, die Schar der Nachzügler war bei den Blättern größer. Die auffälligsten Krümmungen erschienen bei den Blattstielen von *Aralia racemosa* (Fig. 16). Die Reaktion pflanzte sich in allen Fällen 10—20 cm von der Spitze nach der Basis fort.

Tabelle VII. (Einschnitte bei Freilandpflanzen.)

Versuchspflanze	Lage der Kerbe	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:			
			3 h	6 h	24 h	48 h
Aquilegia sp.	Sproß	3	3	3	3	3
Clematis vitalba . . .	"	35	8	16	16	16
" *paniculata* . .	"	12	5	5	5	5
Sambucus nigra . . .	"	17	1	9	14	14
Aesculus Hippocastanum	Blattstiel	10	—	5	6	7
Aralia racemosa . . .	"	10	—	—	9	9
Ribes rubrum	"	10	0	0	5	5
Viola odorata	"	10	2	—	5	5

Die Versuche dieses Kapitels führen uns in der Frage nach dem Wesen der Wundkrümmungen einen guten Schritt weiter. Wir können nämlich jetzt Stellung nehmen zu der Auffassung, daß die Reaktion hauptsächlich durch die einseitige Entziehung der Stoffreserven bedingt seien. Durch einen tiefgehenden Einschnitt an der Spitze des Hypokotyls wird ja die Stoffzufuhr von oben ebenso unterbunden, wie wenn ein Kotyledo entfernt worden wäre. Wenn nun in diesem Fall ebenfalls eine positive Krümmung in dem darunterliegenden Teil des Keimstengels eintritt, so könnte man dies zunächst sehr wohl als eine Folge der Unterernährung der Wundflanke betrachten. Dem steht aber die Tatsache entgegen, daß sich bei entsprechender Verletzung der Basis die darüberliegende Region, in der also nunmehr eine Speicherung von Nährmaterial eintreten müßte, nicht negativ, sondern wiederum positiv krümmt. Wollte man aber diese Krümmung so erklären, daß die Wundflanke über der Schnittfläche Mangel an Wasser und Nährsalzen leidet, dann würden einer solchen

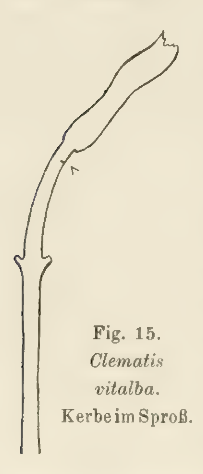


Fig. 15. *Clematis vitalba.* Kerbe im Sproß.

Fig. 16. *Aralia racemosa.* Kerbe im Blattstiel. Seitenfiederchen in der Zeichnung weggelassen; Leitung über 1 dm $^1/_3$ der natürl. Größe.

Anschauung wieder die Versuche mit hochliegenden Schnittflächen entgegenstehen. Es ist leicht einzusehen, daß auch eine Kombination beider Momente zu keinem befriedigenden Ziele führt. Berücksichtigt man ferner, daß die Reaktionen sich in derselben Weise, ja z. T. noch besser bei Epikotylen und Gramineen-Keimscheiden vollziehen, bei denen von einem abwärts gerichteten Strom von Reservestoffen nicht die Rede sein kann, dann erkennt man sofort, daß eben nicht die Unterbrechung der Leitungsbahnen, sondern die Wunde als solche das wirksame Agens ist. Dafür werden die beiden folgenden Kapitel noch schlagendere Beweise bringen.

Kap. III. Der Erfolg von Längskerben, Ritzen und Stichen.

Die bisher angewandten Einschnitte waren derart, daß man annehmen konnte, daß der Gefäßbündelzylinder durch sie erreicht und damit — wenigstens in den Fällen, wo sich die Wundränder nicht ganz glatt aufeinander fügten — eine Unterbrechung des aufsteigenden Wasserstroms und des absteigenden Stroms der Assimilate herbeigeführt wurde. Es handelte sich also darum, diese störende Nebenerscheinung auszuschalten. Deshalb wurde zunächst bei Dikotyledonenkeimlingen der Quereinschnitt durch 1—3 ebenso tiefgehende einseitige Längskerben ersetzt, die an der Spitze des Hypokotyls beigebracht wurden. Das Ergebnis dieser Versuche ist aus Tab. VIII zu ersehen. Die Reaktionen waren ebenso zahlreich wie bei entsprechenden Experimenten mit Quereinschnitten, und auch hinsichtlich des Ausschlags war kein wesentlicher Unterschied zu erkennen. Fig. 17 zeigt, daß auch hier bedeutende bis zur Basis des Keimstengels hinabreichende Leitungsvorgänge auftreten.



Fig. 17. *Lupinus.* Längskerben oben.

Tabelle VIII.
(Längskerben bei Dikotyledonenkeimlingen.)

Versuchspflanze	Beleuchtung	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach: 3 h	6 h	24 h	48 h	72 h
Cucurbita Pepo	dunkel	13	3	10	10	—	—
Helianthus annuus	„	8	1	4	6	6	7
Lupinus albus	hell	13	0	0	1	5	13
„ „	dunkel	9	1	3	6	6	6
Phaseolus vulgaris	„	8	3	6	6	6	—

Tabelle IX. (Koleoptile geschlitzt; dunkel.)

Versuchspflanze	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach:		
		1 h	2 h	3 h
Avena sativa	22	14	14	14
Hordeum vulgare	12	5	6	6
Triticum vulgare	12	9	9	9

Zur Ergänzung wurden einige entsprechende Versuche mit Gramineen angeschlossen. Durch einen scharfen Einschnitt wurde die oberste Spitze der Koleoptile (2 mm) einseitig aufgeschlitzt. Auch diese Versuche waren durchweg von Erfolg begleitet, wenngleich die Zahl der Krümmungen hier allgemein etwas geringer war als bei Querschnitten (vgl. Tab. VI).

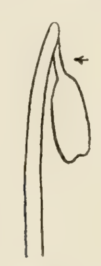


Fig. 18.
Phaseolus vulgaris.
Einmaliger Einstich.



Fig. 19.
Phaseolus vulgaris.
Oberflächliche Ritze.

Obwohl die Längskerben in den geschilderten Versuchen keine vollständige Durchtrennung der Leitungsbahnen auf der Wundflanke herbeizuführen vermochten, so bedeuten sie doch einen erheblichen Eingriff. Deshalb wurden in Experimenten mit *Phaseolus vulgaris* die Schnittwunden durch Stichwunden ersetzt. In einer ersten Serie wurde mit einer feinen Nadel 5 mal auf eine Tiefe von etwa 1 mm eingestochen. Die Wundpunkte lagen dicht beieinander, wenig unterhalb der Spitze des Hypokotyls. Nachdem sich nun gezeigt hatte, daß alle 8 Individuen sehr ausgeprägt reagierten, wurde die Zahl der Stiche auf einen einzigen herabgesetzt (Tab. X). Auch jetzt krümmten sich noch $^2/_3$ der Keimlinge, und bei einem Drittel reichte die Reaktion bis zum Stengelgrunde herab, was einer Leitung von ca. 3 cm entspricht. Die Ablenkung war allerdings nicht sehr bedeutend (Fig. 18). In einem Vergleichsexperi-

ment, bei dem die Hypokotylbasis 1 mal gestochen wurde, traten nur drei sehr schwache Reaktionen zutage.

Die Stichwunden haben immerhin noch eine gewisse Tiefenwirkung. Um schließlich auch noch dieses Moment auszuschalten, wurde bei einigen Dikotyledonenkeimlingen ein Stück Epidermis mit nur wenig daran haftenden Zellpartien abgezogen, so daß die Verwundung sicher nur ganz oberflächlich war. Auch hier wurde sowohl bei Lichtkulturen *(Phaseolus vulgaris, Lupinus albus)* als auch bei Dunkelkulturen *(Phaseolus vulgaris, Helianthus annuus, Vicia Faba)* ein Erfolg erzielt (Tab. X, Fig. 19, 20). Doch waren die Krümmungen deutlich schwächer als bei tiefgreifenden Verletzungen. *Phaseolus vulgaris* reagierte auch dann, wenn die Wunde mit nasser Watte umwickelt wurde.

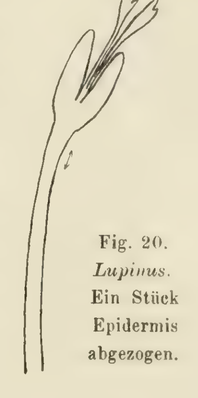


Fig. 20. *Lupinus.* Ein Stück Epidermis abgezogen.

Tabelle X. (Stichwunden, Epidermis ab.)

Versuchspflanze	Art der Verletzung	Beleuchtung	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach: 2 h	4 h	6 h	24 h
Phaseolus vulgaris .	5 mal gestochen	dunkel	8	6	7	8	—
„ „ .	1 mal „	„	21	13	—	—	—
Helianthus annuus .	Epidermis ab	„	16	5	12	—	—
Phaseolus vulgaris .	„ „	„	18	7	12	—	14
„ „ .	„ „	hell	16	2	4	5	6
Vicia Faba	„ „	dunkel	10	3	4	4	—

Die geschilderten Experimente sind in doppelter Hinsicht lehrreich. Erstens zeigen sie, daß die Wundkrümmungen auch dann zutage traten, wenn der Stofftransport in keiner Weise gehemmt ist. Zweitens lassen sie erkennen, daß es keineswegs auf eine Verletzung des Gefäßbündelsystems ankommt, sondern daß auch ganz oberflächliche Gewebselemente reizempfindlich sind, und zwar sind auch Epidermisverletzungen mit weitgehenden Reizleitungsprozessen verknüpft. Diese Tatsachen stehen im Gegensatz zu einigen Erfahrungen bei traumatonastischen Objekten. Fitting fand, daß sich Ranken bei tiefgreifenden Verletzungen — gleichgültig an welcher Stelle des Organs sie zu liegen kommen — nach der Bauchseite aufrollen (7). Versuche nun mit leichteren Eingriffen

führten ihn zu dem Schluß, „1) daß nicht jede Wunde an den Ranken eine Spitzeneinrollung herbeiführt, daß also nicht der Wundreiz schlechthin die Reaktion auslöst, 2) daß die Verwundung der Epidermis und der Rinde wirkungslos ist und höchstwahrscheinlich nur eine Verwundung des Zentralzylinders eine Krümmung zur Folge hat". Erwähnung verdient ferner, daß *Mimosa* auch auf schwächere Verletzungen lokal reagiert, daß aber die bekannten weitgehenden Reizleitungsprozesse bloß dann in Kraft treten, wenn die Gefäßbündel oder der Zentralzylinder getroffen sind.

Dieselben Bedingungen gelten für die Reaktionen der Nebenwurzeln, die Nordhausen als Folge von Verletzungen der Hauptwurzel eintreten sah. In dieser Hinsicht zeigen also unsere Versuchsobjekte deutliche Abweichungen, sie schließen sich aber völlig an das Verhalten der Wurzelspitze an, denn hier hat besonders Porodko (36) den Nachweis erbracht, daß die negativ traumatotropische Reaktion sich auch dann abspielt, „wenn durch ein vorsichtiges, mittels Messer oder Deckgläschen ausgeführtes Kratzen oder Schaben der Wurzelspitze höchstens die Haubenzellen verletzt werden konnten".

Die hohe Sensibilität unserer Objekte für so leichte Verwundungen könnte vielleicht wundernehmen, und doch gibt es schon eine Reihe von Beobachtungen, die beweisen, daß solche Eingriffe nicht spurlos verlaufen. So fand Kretzschmar, daß ein leichter Nadelstich in ein *Vallisneria*-Blatt, der die Rippe nicht verletzt, genügt, um Protoplasmaströmung auszulösen, nicht nur in der Nachbarschaft, sondern sogar in Zellen, die 5 cm von der Wundstelle entfernt liegen (21). Aber auch bei unseren eigenen Versuchsobjekten, Keimlingen von *Triticum, Vicia Faba* und *Lupinus albus* sind solche Vorgänge beobachtet worden (14, 18). Das sind bloß zwei willkürlich herausgegriffene Belege. In Wirklichkeit handelt es sich, wie vor allem die Arbeiten von Hauptfleisch, Keller, Kretzschmar und Nestler gezeigt haben, um eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung: die verschiedensten Pflanzenarten, die verschiedensten Organe und Zellsysteme vermögen schon auf oberflächliche Verletzungen hin mit Protoplasmaströmung oder traumatotaktischer Verlagerung von Zellkernen und Chromatophoren zu antworten, und diese Prozesse greifen mehr oder minder weit auf nicht direkt verletzte Zellen über. Diese Tatsachen lassen es äußerst wahrscheinlich erscheinen, daß jeder gewaltsame Eingriff in lebende Gewebselemente traumatische Erregung auslöst, nur bleiben

in einem Falle die dadurch hervorgerufenen Reaktionen auf das Zellinnere beschränkt, in anderen geben sie sich äußerlich durch traumatonastische oder traumatotropische Krümmungen zu erkennen.

Kap. IV. Der Erfolg von Brand- und Ätzwunden.

Schon Darwin hat gefunden, daß nicht nur durch mechanische Eingriffe negative Krümmungen bei Wurzeln erzielt werden können, sondern daß auch Brand- und Ätzwunden nach derselben Richtung wirken. Diese Beobachtungen sind dann von den verschiedensten Forschern bestätigt worden, und Porodko hat danach den gesamten Traumatotropismus in drei Kategorien gegliedert: 1) mechanischen, 2) thermischen und 3) chemischen Traumatotropismus. Thermischer und chemischer Traumatotropismus dürfen aber nicht mit Thermo- und Chemotropismus verwechselt werden. Der Unterschied liegt darin, daß im einen Falle die Zellen nur vorübergehend — eben thermisch oder chemisch — beeinflußt, im anderen dagegen dauernd geschädigt, d. h. abgetötet werden (36), und deshalb, weil es beim Traumatotropismus mutmaßlich bloß auf den Tod einzelner Zellen ankommt und das Mittel, wodurch dieses Absterben bedingt wird — sei es nun ein mechanischer Eingriff, sei es Hitze oder ein chemischer Stoff —, verhältnismäßig nebensächlicher Natur ist, war es vielleicht nicht ganz glücklich, danach den gesamten Traumatotropismus zu gliedern. Wie dem aber auch sei, jedenfalls stellte sich auch für uns die Aufgabe, den Einfluß von Ätz- und Brandwunden näher zu untersuchen, zumal sich mit dieser neuen Reizmethode die Möglichkeit bot, den Reiz ganz oberflächlich wirken zu lassen und — was für spätere Versuche von Bedeutung ist — auch einigermaßen zu dosieren.

1. Brandwunden.

Die Brandwunden wurden derartig hergestellt, daß die zu verletzende Stelle mit dem abgeschmolzenen Ende eines in Rotglut versetzten Glasstabes berührt wurde. In den meisten Fällen genügte schon ein ganz flüchtiges Betupfen, um Krümmungen zu erhalten. Die Tab. XI zeigt, daß bei den Dikotyledonenkeimlingen Spitzenreizung wiederum viel wirksamer ist als die Verletzung basaler Regionen. Aber in beiden Fällen setzen auch hier Reizleitungsvorgänge ein, die zur Folge haben, daß schließlich der ganze

Keimstengel an der Krümmung teilnimmt (Fig. 21, 22). Im allgemeinen muß aber bemerkt werden, daß sowohl Reaktionszahl als auch Reaktionsstärke deutlich geringer waren als bei entsprechender Schnittverletzung. Bei *Zea Mays* — der einzigen untersuchten Graminee — sind Hypokotyl und Koleoptile nahezu gleich empfindlich (Fig. 23).



Fig. 21.
Vicia Faba.
Lokal gebrannt.

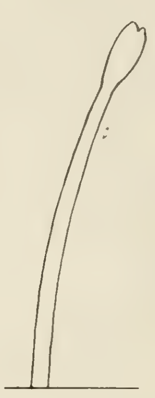


Fig. 22.
Lupinus.
Lokal gebrannt.

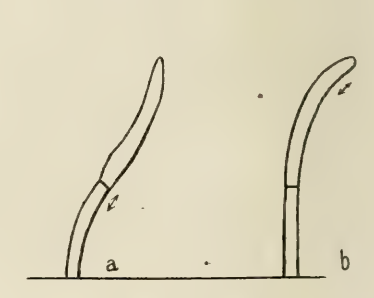


Fig. 23. *Zea.*
Lokal gebrannt; *a* = an dem Hypokotyl, *b* = an der Koleoptile.

Tabelle XI. (Brandwunden hoch und tief.)

Versuchspflanze	Lage der Wunde	Beleuchtung	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:				
				3 h	6 h	9 h	24 h	48 h
Lupinus albus . . .	Hypokotyl oben	hell	13	2	4	4	6	6
„ „ . . .	„ unten	„	8	1	—	3	3	3
Vicia Faba . . .	„ oben	dunkel	17	13	13	13	13	—
„ „ . . .	„ unten	„	17	2	2	2	2	—
Helianthus annuus .	„ oben	hell	14	6	6	6	6	—
„ „ .	„ unten	„	20	6	7	7	7	—
„ „ .	„ „	dunkel	27	11	11	11	11	—
Zea Mays	Koleoptile oben	„	18	11	11	11	—	—
„ „	Hypokotyl „	„	23	8	16	16	—	—

Es verdient nun Beachtung, daß neben diesen positiven Reaktionen auch negative beobachtet wurden, nämlich bei *Cucurbita* und *Ricinus*. Das wäre ja an sich nicht merkwürdig, und ist deshalb zu begrüßen, weil dadurch ein Anschluß an den Wurzeltraumatotropismus gewonnen wird. Auch steht diese Tatsache

keineswegs vereinzelt. Sperlich hat ja bei jungen *Helianthus*-Keimlingen negative Reaktionen des Hypokotyls gefunden, wenn ein Keimblatt amputiert oder in bestimmter Weise verletzt wurde. Ferner fand Heidmann ebensolche Krümmungen, wofern er bei Keimlingen von *Ricinus* und *Cucurbita* den Nerv eines Keimblattes durchschnitt. Während es aber in diesen Fällen nicht erwiesen ist, daß es sich um rein traumatische Reizerfolge handelt, ist solches bei den negativen Vorkrümmungen, die Fitting bei *Avena* feststellte, anzunehmen. In dieser Hinsicht wäre unsere Beobachtung also keineswegs verwunderlich. Seltsam ist nur 1), daß die beiden Arten sich gegen Schnitt- und Brandwunden verschieden verhalten und 2), daß sie in der Dunkelheit und im Lichte anders reagieren, und zwar liegen die Verhältnisse im einzelnen so (Tab. XII):

Tabelle XII. (Wunde an der Spitze des Hypokotyls.)

Versuchspflanze	Art der Verletzung	Beleuchtung	Zahl der Indiv.	Es haben reagiert nach:				
				3 h	6 h	9 h	24 h	48 h
Cucurbita Pepo . .	Schnitt	hell	18	3	6	8	10	11
„ „ . .	Hitze	„	14	1 —	3 —	1,6 —	2,8 —	2,9 —
„ „ . .	Höllenstein	„	19	2,4 —	12 —	—	13 —	13 —
„ „ . .	Schnitt	dunkel	15	2	5	5	5	—
„ „ . .	Hitze	„	10	5	6	6	6	—
„ „ . .	Höllenstein	„	21	15	18	18	18	—
Ricinus communis .	Schnitt	hell	16	0	0	0	1	2
„ „ .	Hitze	„	16	2	3 —	3 —	3 —	—
„ „ .	Schnitt	dunkel	10	4	4	4	5	6
„ „ .	Hitze	„	10	0	0	0	0	—

Cucurbita reagiert auf Schnittwunden sowohl im Licht als auch im Dunkeln positiv; *Ricinus* unterscheidet sich nur darin, daß im Hellen die Reaktionen stark zurücktreten; *Cucurbita* und *Ricinus* reagieren im Licht auf Brandwunden negativ; im Dunkeln *Cucurbita* positiv, *Ricinus* gar nicht. Genau wie gegen Brandwunden verhält sich, wie vorgreifend bemerkt werden mag, *Cucurbita* auch gegen Höllenstein (Fig. 24). Man wird nicht fehlgehen, wenn man diese Abhängigkeit des Reaktionssinnes vom
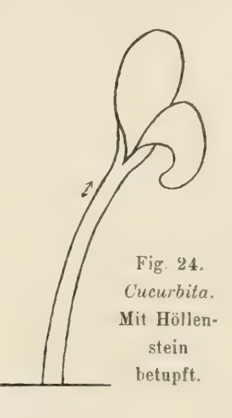


Fig. 24. *Cucurbita.* Mit Höllenstein betupft.

Lichte durch Stimmungsänderung erklärt, wie eine solche ja auch für andere Tropismen nachgewiesen ist. Dagegen bedarf es noch eingehender Untersuchungen, um zu ermitteln, warum Schnitt- und Brandwunden — wohlgemerkt nur in diesem vereinzelten Falle — verschieden wirken. Hieraus auf verschiedene Reizqualitäten zu schließen, ist unzulässig, weil ja für den Charakter der Reaktion auch noch die besonderen Bedingungen des Reizangriffs — Tiefenwirkung, Flächenausbreitung usw. — maßgebend sein können. Doch wäre es müßig, hierüber länger zu diskutieren, ehe speziellere Erfahrungen vorliegen.

Erwähnt mag noch werden, daß von 14 Pflanzenspezies, deren Blattstiele auf Empfindlichkeit für Brandwunden untersucht wurden, nur eine — *Viola odorata* — einen Erfolg gab.

2. Ätzwunden.

Die Herstellung der Ätzwunden erfolgte durch einen Höllensteinstift, mit dem die Keimlinge an der gewünschten Stelle + stark betupft oder gerieben wurden. Bei manchen empfindlichen Objekten *(Avena, Agrostemma)* genügte schon einmaliges leichtes Betupfen, um bei etwa der Hälfte der Individuen deutliche Reaktionen zu erzielen (Tab. XIII). Durch wiederholtes kräftiges Betupfen oder Reiben wurde der Erfolg wesentlich gesteigert, und zwar vertragen die Keimstengel viel intensivere Dosen als die empfindlichen Wurzelspitzen. Daß die Krümmungen nicht etwa haptotropischer Natur waren, geht aus der Tatsache hervor, daß gegensinniges Reiben mit einem rauhen Korkstäbchen das Reaktionsbild in keiner Weise änderte. Daraus folgt gleichzeitig, daß der Wundreiz über den Kontaktreiz dominiert, wie Fitting auch bei den traumatonastischen Bewegungen der Ranken feststellen konnte. So waren auch die Krümmungen bei lokalem Betupfen mit Höllenstein stets auffällig beträchtlicher als bei lokal einwirkendem Kontaktreiz, und vor allem wurde die Erregung meist viel weiter geleitet. Ein Vergleich der Versuchsserien mit Schnitt- und Ätzwunden zeigte, daß die Krümmungen bei Höllensteinreizung meist rascher eintreten. Bei manchen Formen liegt die Reaktionszeit unter 1 Stunde, und 3 Stunden werden bei Dunkelkulturen nur selten überschritten (Tab. XIII). Während aber bei Quereinschnitten, wenigstens wenn diese an der Spitze liegen — meistens wieder eine völlige Geradstreckung eintritt, bleibt hier bei zarteren Arten an der Wundstelle

gewöhnlich eine scharfe Ecke bestehen. Doch läßt sich diese rein mechanische Krümmung, die oft erst nach 6 und mehr Stunden bemerkbar wird, in keiner Weise mit dem physiologischen Krümmungsvorgang verwechseln, der sich in manchen Fällen überhaupt fern von dem verletzten Orte abspielt.

Tabelle XIII. (Mit Höllenstein betupft.)

Versuchspflanze	Art des Betupfens	Lage der Wunde	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach 1 h	2 h	3 h
Agrostemma Githago . . .	1 mal schwach	hoch	11	7	7	7
Avena sativa	" "	"	19	7	7	7
Cannabis sativa	5 mal stark	"	9	3	3	3
" "	" "	tief	5	0	0	0
Linum usitatissimum . . .	" "	hoch	16	12	12	12
" " . . .	" "	tief	16	5	5	6
Brassica Napus	" "	hoch	9	8	9	9
" "	" "	tief	8	3	3	3

Wenden wir uns nun zunächst den Dikotyledonen zu. Hochgelegene Ätzwunden sind sowohl bei Hypokotylen als auch bei Epikotylen *(Vicia Faba)* von größerer Wirkungskraft als basale (Tab. XIII—XV). Die Einzelheiten des Krümmungsverlaufs sind genau dieselben wie bei Quereinschnitten, so daß ich hierauf nicht näher einzugehen brauche. Zwei extreme Fälle von Reizleitung stellen Fig. 25 und 26 dar. Um einen Vergleich zwischen der Zahl der Reaktionen bei Ätzwunden und Querkerben zu ermöglichen, sind die entsprechenden Serien in Tab. XIV zusammengestellt. Es zeigt sich, daß nur in 4 Serien der Erfolg bei Schnittwunden, dagegen in 12 bei Ätzwunden — und mitunter sogar ganz beträchtlich größer ist. Das gilt insbesondere von den Experimenten mit basaler Reizung, und den extremen Fall stellen *Silybum* und *Ricinus* dar, wo basale Kerben überhaupt wirkungslos waren, während Ätzung beide Male Krümmungen auslöste. Diese Ver-

Fig. 25. *Lupinus.* Mit Höllenstein betupft.



Fig. 26. *Ricinus.* Mit Höllenstein betupft.

schiebung bedingt es, daß bei *Sinapis* und *Cucurbita* ausnahmsweise der Prozentsatz der Krümmungen bei basalen Ätzwunden größer ist.

Tabelle XIV.

(Vergleich zwischen Schnitt- und Brandwunden, dunkel.)

Versuchs-pflanze	Höllenstein (5 mal stark)						Quereinschnitt					
	wurde oben			wurde basal			wurde oben			wurde basal		
	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	dasselbe in %	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	dasselbe in %	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	dasselbe in %	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	dasselbe in %
Helianthus annuus .	6	5	83	13	6	46	—	—	—	14	11	79
Lupinus albus . . .	12	8	67	11	5	45	18	10	56	20	3	15
Phaseolus vulgaris .	7	7	100	6	3	50	39	39	100	25	15	60
Ricinus communis .	9	9	100	16	6	38	10	7	70	13	0	0
Vicia Faba	5	4	80	3	0	0	16	7	44	5	0	0

Tabelle XV.

Es bedeutet: arabische Ziffer: Krümmung nur in der Nähe der Wunde,
römische Ziffer: ganzer Keimstengel gekrümmt.

Versuchs-pflanze	Höllenstein (5 mal stark)						Quereinschnitt					
	Wunde oben			Wunde basal			Wunde oben			Wnnde basal		
	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	dasselbe in %	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	dasselbe in %	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	dasselbe in %	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	dasselbe in %
Agrostemma Githago .	10	IV, 6	100	9	IV, 5	100	19	VI, 3	47	18	III, 1	22
Cucurbita Pepo . .	21	IX, 9	86	15	I, 13	93	15	III, 3	40	—	—	—
Silybum Marianum .	5	II, 3	100	4	4	100	35	XV, 14	83	15	0	0
Sinapis alba . . .	29	I, 13	48	16	I, 9	63	8	3	38	13	I, 2	23
Vaccaria parviflora .	19	IV, 6	53	22	III, 2	23	11	IX	82	14	I	7

Tab. XIV erlaubt bloß, den Unterschied in der Zahl der Reaktionen zu erkennen und gibt über das Ausmaß keine Auskunft. Diese Lücke füllt Tab. XV aus. Hier ist gleichzeitig angegeben, ob die Reaktion sich bloß auf die Nachbarschaft der Wunde erstreckt, oder ob der ganze Keimstengel davon ergriffen wird. Ein Überblick über die Einzelheiten ergibt, daß auch hinsichtlich der

Reaktionsstärke die Ätzwunden nicht hinter den Schnittwunden zurückstehen. Es mag noch darauf hingewiesen werden, daß — wie schon erwähnt — bei *Cucurbita* basale Reizung mit Höllenstein mehr Krümmungen auslöst als Spitzenreizung; dagegen ist der Krümmungsausschlag im letzteren Fall wesentlich bedeutender.

Wenden wir uns nun den Gramineen zu. Wir beginnen mit dem *Avena*-Typus (Hypokotyl schwach entwickelt oder fehlend). Einen summarischen Überblick liefert Tab. XVI, in der gleichzeitig die entsprechenden Versuche mit Querkerben beigefügt sind. Daraus läßt sich folgendes erkennen: Basale Reizung ist von größerer Wirkung als Spitzenreizung; dies äußert sich sowohl in der Zahl der Reaktionen, als auch vor allem in dem viel erheblicheren Prozentsatz von Totalkrümmungen, die sich über die ganze Koleoptile erstrecken. In manchen Fällen erscheint die Reaktion nicht in der gereizten Basis, sondern bloß in der maximalen Wachs-

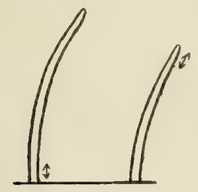


Fig. 27. *Avena*. Mit Höllenstein betupft.

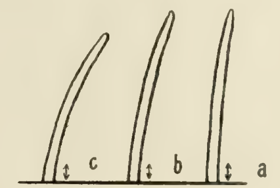


Fig. 28. *Hordeum*. Mit Höllenstein betupft; *a* nach 20, *b* nach 40, *c* nach 80 Minuten.

tumsregion nahe der Spitze. Wir sehen, daß also auch bei Ätzwunden die Gramineen in einem deutlichen Gegensatz zu den Dikotyledonen stehen. Wie aus Tab. XVI zu ersehen ist, sind sowohl basipetale, besonders aber akropetale Reizleitungen sehr häufig, und Strecken von 2 cm werden mit Leichtigkeit durchmessen. Einen Beleg hierfür liefert Fig. 27, die 2 *Avena*-Keimlinge darstellt, von denen der eine ganz an der Spitze, der andere an der Basis mit Höllenstein betupft wurde; ein Unterschied im Krümmungsbild läßt sich in diesem fortgeschrittenen Reaktionsstadium (2 Stunden) nicht mehr erkennen. Aber auch in den ersten Phasen sind die Abweichungen oft sehr unbeträchtlich. Denn infolge des schwächeren Wachstums des Koleoptilengrundes erscheint auch bei basaler Reizung die Reaktion mitunter gleichmäßig an der ganzen Koleoptile oder sogar zuerst in der Nähe der Spitze. Ein solches Beispiel ist in Fig. 28 zur Darstellung gebracht.

Tabelle XVI.

Es bedeutet: arab. Ziffer: Krümmung nur in der Nähe der Wunde,
röm. „ : ganze Koleoptile gekrümmt,
arab. „ : mit Strich (bloß bei basaler Reizung) nur die Spitze gekrümmt.

Versuchs-pflanze	Lage der Wunde	Höllenstein			Quereinschnitt		
		Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	Reaktionen in %	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	Reaktionen in %
Avena sativa . . .	Spitze	19	IX, 5	78	52	52[1])	100
„ „ . . .	Basis	29	XIII, 11	83	20	XI, 7	90
Hordeum vulgare . .	Spitze	34	X, 16	76	25	IV, 10	56
„ „ . .	Basis	31	XXIII, 1	77	23	XII, 3	63
Secale cereale . . .	Spitze	15	V, 4	60	26	IX, 8	65
„ „ . . .	Basis	5	III, 1	80	8	I, 5, 1′	88
Triticum vulgare . .	Spitze	30	III, 11	47	18	16[1])	89
„ „ . .	Basis	24	VI, 7, 2′	63	10	10[1])	100

Beim *Panicum*-Typus (± stark entwickeltes Hypokotyl) ist sowohl die Koleoptile als auch das Hypokotyl in stärkerem Maße reizempfindlich (Tab. XVII). Bei *Panicum* und *Sorghum* ist die Zahl der auftretenden Reaktionen am größten bei lokaler Reizung der Hypokotylspitze. Gegen die Hypokotylbasis zu findet ein deutlicher Abfall statt, und die geringsten Zahlen liefert die Koleoptile. *Phalaris* und *Zea* zeigen insofern einen Unterschied, als bei ihnen entsprechend der stärkeren Ausbildung der Koleoptile sowohl Hypokotyl- als auch Koleoptilreizung etwa zu demselben Ergebnis führen. Innerhalb der Koleoptile selbst ist bei *Phalaris* ein Abfall von der Basis nach der Spitze zu konstatieren.

Bei *Sorghum* und *Panicum* setzt die Krümmung fast ausnahmslos in der Hypokotylspitze ein, ganz gleichgültig, wo gereizt wurde. Dies setzt ein rasches Reizleitungsvermögen in beiden Richtungen voraus. Erst sekundär und nur in manchen Fällen greift die Reaktion auch auf die Perzeptionszone über, so daß sich oft der Krümmung gar nicht ansehen läßt, an welcher Stelle der Stengel verletzt wurde. Es würde aber zu weit führen, hier auf alle Einzelheiten des Krümmungsverlaufs näher einzugehen. Ich verweise deshalb bloß auf die Tab. XVII und die beigegebenen

1) Bei diesen Serien wurden die Krümmungstypen nicht gesondert.

Figuren (29—31). Nur auf eine Erscheinung möge hier noch besonders hingewiesen werden. Darwin hat beobachtet, daß in

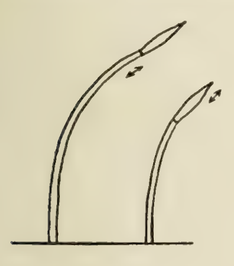


Fig. 29.
Sorghum saccharatum.
Lokal mit Höllenstein betupft.

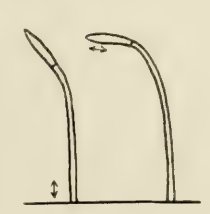


Fig. 30.
Panicum.
Lokal mit Höllenstein betupft.

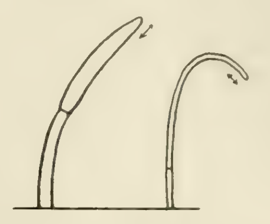


Fig. 31. Links: *Zea,* rechts: *Phalaris.*
Lokal mit Höllenstein betupft.

Tabelle XVII. (5mal mit Höllenstein betupft, dunkel.)

Es bedeutet: arab. Ziffer: Krümmung nur in der Nähe der Wunde,
röm. „ : ± ganzer Keimling gekrümmt,
arab. „ mit Strich (bloß bei Reizung der Koleoptile oder Hypokotylbasis): Krümmung bloß in der Hypokotylspitze.

Versuchs-pflanze	Lage der Wunde	Zahl der Individuen	Es haben reagiert nach				Reaktionen in %
			1 h	2 h	3 h	6 h	
Panicum miliaceum .	Koleopt.	15	V, 1	VII, 1	VIII, 1, 1′	IX, 2	73
„ „ .	Spitze d. Hyp.[1])	17	II, 8	IV, 12	V, 11	V, 12	100
„ „ .	Basis d. Hyp.	22	VIII, 4′	VIII, 1, 5′	VIII, 1, 5′	VIII, 1, 5′	64
Sorghum vulgare . .	Koleopt.	20	V, 6, 1′	XI, 3, 1′	XI, 3, 1′	—	75
„ „ . .	Spitze d. Hyp.[1])	9	III, 5	III, 5	III, 5	—	89
„ „ . .	Basis d. Hyp.	20	I, 10′	IV, 11′	IV, 13′	—	85
„ *saccharatum*	Koleopt.	14	1, 2′	I, 3′	I, 3′	—	29
„ „	Spitze d. Hyp.	18	IV, 11	IV, 11	IV, 12	—	89
Phalaris canariensis .	Spitze d. Kol.	31	XII, 5	XII, 7	—	—	61
„ „ .	Basis d. Kol.	8	V, 2	VI, 1	VI, 1	—	88
„ „ .	Spitze d. Hyp.	35	V, 24, 3′	V, 24, 3′	—	—	91
Zea Mays	Spitze d. Kol.	16	4	VI, 1	X	X	63
„ „	Spitze d. Hyp.	21	1	II, 3	II, 6	II, 10	57

1) Die Zahl der totalen Krümmungen ist hier sicher zu niedrig angegeben im Verhältnis zu den anderen Serien. Bei Reizung der Koleoptile oder der Hypokotylbasis wurde eine Krümmung als total bezeichnet, wenn außer der Perzeptionszone auch noch die maximale Wachstumsregion der Hypokotylspitze mitreagierte. Wird dagegen diese Region selbst gereizt, dann läßt sich ein Übergreifen der Krümmung auf die kaum wachsende Hypokotylbasis und Koleoptile nicht immer deutlich erkennen, so daß sicher einzelne Fälle übersehen wurden.

manchen Fällen die Krümmung, die durch einseitige Verletzung der Wurzelspitze ins Leben gerufen wird, so weit fortschreitet, daß es zu Spiralwindungen mit 1—2 Umgängen kommt. Es ist dies wohl darauf zurückzuführen, daß von der weiterbestehenden Wunde eine ständige Reizung auf die Wachstumszone ausgeübt wird. Schütze fand nun weiterhin, daß solche Schraubenkrümmungen auch vom Hypokotyl ausgeführt werden können, wenn man sehr junge Wurzeln verletzt *(Lupinus albus)*. Die Wurzeln selbst blieben gerade, und die fortgeleitete Erregung löste im Hypokotyl eine Reaktion aus. Es lag nach unseren bisherigen Erfahrungen die Vermutung nahe, daß solche extremen Reizerfolge auch bei direkter Verletzung des Hypokotyls eintreten können. Dafür lieferten *Panicum* und *Sorghum* schöne Belege. Fig. 32 zeigt 3 Keimlinge von *Sorghum vulgare*, 24 Stunden nachdem die Hypokotylspitze mit Höllenstein gerieben wurde. Während hier in allen Fällen eine ziemlich regelmäßige Schleife gebildet wurde, haben nach 3 Tagen dieselben Individuen die abenteuerlichsten Gestalten angenommen (Fig. 33). Ein Keimling besitzt zwei enge Doppelschleifen, die beiden anderen wachsen in unregelmäßigen Spiralen empor. Die Zeichnung, die bloß nach der Projektion auf die Ebene der Zeichenkamera hergestellt ist, läßt leider nicht erkennen, daß dabei die Konkavseite immer der Wundflanke zugekehrt ist. An der Krümmung nimmt nicht bloß

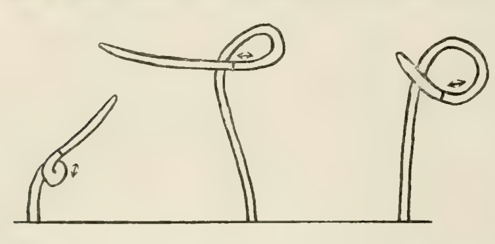


Fig. 32. 3 Keimlinge von *Sorghum vulgare*. Lokal mit Höllenstein betupft, nach 24 Stunden.

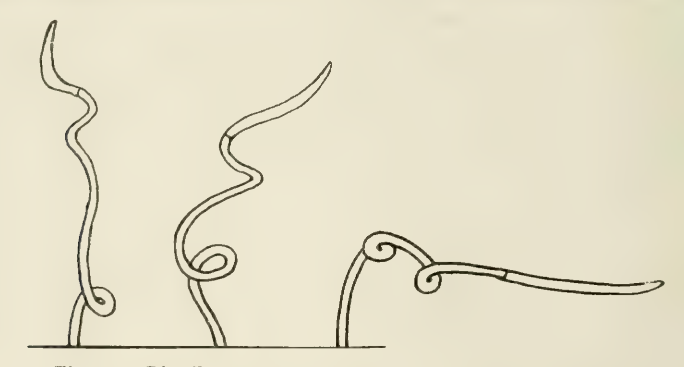


Fig. 33. Dieselben Keimlinge wie in Fig. 32, nach 48 Stunden.

die verletzte Zone teil, und ich habe den Eindruck gewonnen — wenngleich nicht näher untersucht —, daß das Wachstum unter diesen abnormen Verhältnissen viel länger andauert als bei unverletzten Hypokotylen. Ähnliche Erscheinungen treten bei *Panicum* auch als Folge von Koleoptilreizung ein (Fig. 34). Hier beteiligen sich dann Koleoptile und Hypokotyl in gleicher Weise an der Schlingenbildung. Ich möchte noch auf die interessante Tatsache hinweisen, daß der Drehungssinn in meinen und Schützes Versuchen umgekehrt ist. Schützes Reaktionen waren negativ: die negative Krümmungstendenz, die der Wurzel eigen ist, macht sich also auch dann noch geltend, wenn der Reizerfolg in dem positiv gestimmten Hypokotyl zutage tritt.

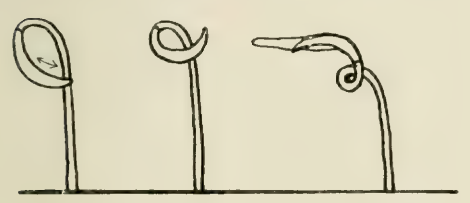


Fig. 34. *Panicum.* Lokal mit Höllenstein betupft; 3 aufeinander folgende Krümmungsstadien; zuletzt Primärblatt durchbrochen.

Fig. 35. *Clematis Jackmanni.* Lokalisiert mit Höllenstein betupft.

Experimente mit Höllensteinreizung wurden auch mit einigen Blattstielen und Sprossen älterer Pflanzen ausgeführt. Von 18 Serien mit Laub- oder Blütensprossen gaben sechs ein positives Resultat. Es waren dies mit einer Ausnahme *Clematis*-Arten. Bemerkenswert ist das bedeutende Reizleitungsvermögen (bis 10 cm, Fig. 35).

Tabelle XVIII. (Ätzwunden bei älteren Pflanzen.)[1])

Versuchspflanze	Ort der Wunde	Zahl d. Indiv.	Es haben reagiert nach:				Reakt. in %
			3 h	9 h	24 h	48 h	
Clematis Jackmanni . . .	Sproß	10	2	III, 7	III, 7	III, 7	100
„ *paniculata* . . .	„	11	1	II, 4	II, 7	II, 7	82
„ *vitalba*	„	10	2	I, 6	I, 9	I, 9	100
„ *hybr. Lucie Lemoine*	„	10	2	IV, 6	IV, 6	IV, 6	100
„ „ *Ville de Paris*	„	6	3	I, 5	I, 5	I, 5	100
Humulus Lupulus	„	10	3	I, 9	II, 8	II, 8	100
Aspidium filix mas . . .	Spindel	10	—	—	II, 5	II, 8	100

1) Römische Ziffer bedeutet, daß die Krümmung mehrere Zentimeter über die Wundstelle fortschritt.

Unter 13 Serien mit Blattstielen — *Clematis*-Arten wurden wegen der hohen haptotropischen Empfindlichkeit mit Absicht ausgeschlossen — lieferte nur eine mit *Aspidium filix mas* ein sicheres Ergebnis (Tab. XVIII).

Kap. V. Verschiedenartige Blattverletzungen.

1. Keimpflanzen.

Die bisherigen Versuche mit Schnitt-, Brand- und Ätzwunden erstreckten sich, wenn wir von der Koleoptile absehen, ausschließlich auf Achsenorgane. Es war nun noch zu ermitteln, ob auch Verletzungen der Blattlamina von Erfolg begleitet sind. Auch über diesen Punkt finden sich schon einige Angaben bei Sperlich und Heidmann. Sperlich fand, daß derselbe Erfolg, der durch Amputation eines Kotyledo herbeigeführt wird, auch erzielt werden kann, wenn man das Keimblatt in der Nähe der Basis durch Querwunden verletzt. Querwunden in der Spitzenregion, Längskerben und Brandwunden sind wirkungslos. „Aus der Variation des Verwundungsmodus bei den Versuchen scheint mir hervorzugehen, daß erst die Verletzung der zu diesem Zeitpunkte differenzierten Leitelemente eine tropistische Reaktion auszulösen vermag, und zwar um so sicherer, je näher die Verletzung bei der Blattbasis liegt“. Während in diesem Falle die Bewegungsrichtung dieselbe war, wenn der Kotyledo entfernt oder wenn er bloß verletzt wurde, traten bei den entsprechenden Versuchen Heidmanns, die aber mit älteren Keimlingen anderer Arten *(Cucumis sativus, Ricinus Gibsonii)* ausgeführt wurden, gegensinnige Reaktionen ein. „Wenn man bei Keimlingen eben erwähnter Pflanzen die Nervatur nahe am Blattgrunde durchschneidet, resp. kleine viereckige Fensterchen an der Stelle, wo die Hauptnerven sich befinden, herausschneidet, oder überhaupt die ganze Mittelnervatur durch einen Schnitt nahe am Blattgrunde nicht leistungsfähig macht, so tritt nach 12 bis 24 Stunden eine Krümmung des Hypokotyls von dem verletzten Blatt weg ein. Diese Krümmung ist gerade entgegengesetzt derjenigen, welche eintritt, wenn man das ganze Keimblatt entfernt.“

Ich habe die Versuche Heidmanns nachgemacht, und zwar mit *Cucurbita Pepo*, *Helianthus annuus*, *Lupinus albus*, *Ricinus communis* und *Sinapis alba*. Alle Serien verliefen ergebnislos bis auf

die mit *Ricinus.* Für diese Pflanze kann ich die Angaben Heidmanns durchaus bestätigen. Wie ist nun diese negative Krümmung zu deuten? Heidmann äußert sich hierüber folgendermaßen: „Abgesehen davon, daß event. der Wundreiz einen Tropismus ausgelöst hat, könnte man diese Krümmung folgendermaßen erklären: Die Kotyledonen beeinflussen jedenfalls den Stoffaustausch der Pflanze in einer gewissen Weise, wodurch die Nährstoffe aus der Wurzel in das Keimblatt hinaufgeleitet und dort zum Wachstum des Blattes selbst verwendet werden. Wird das Keimblatt amputiert, so hört der Reiz auf und die Nährstoffe wandern nicht mehr hinauf. Wird dagegen bloß die Nervatur durchschnitten, so besteht zwar dieser Reiz fort, die hinaufgeleiteten Stoffe können nicht weiter ins Blatt wandern und kommen dem darunter befindlichen Hypokotyle zugute. Infolge ungleichen Wachstnms muß es sich dann krümmen.“ Dieser theoretischen Konstruktion ist aber folgendes entgegenzuhalten: Wird der Querschnitt bei *Ricinus* nicht im Blatt, sondern im Hypokotyl selbst angebracht, wodurch doch dieselbe Unterbrechung des Stoffstromes erzeugt wird, dann entstehen positive Reaktionen. Ferner können bei *Cucurbita* negative Krümmungen dadurch erzielt werden, daß man die Hypokotylspitze ganz oberflächlich versengt oder anätzt, ein Eingriff, durch den die Leitungswege sicher nicht in Mitleidenschaft gezogen werden. Eine bloße Berücksichtigung der Stoffwanderungsvorgänge kann also auch hier nicht zum Ziele führen. Es scheint mir daher das Wahrscheinlichste zu sein, daß je nach der Art und dem Ort der Verwundung bald positiv, bald negativ traumatotropische Reaktionen entstehen, die allerdings bei gleichzeitig eintretender Störung des Nährstoffstroms nach der einen oder der anderen Richtung modifiziert werden mögen. Es wird sich später zeigen, daß die entsprechenden Versuche mit älteren Pflanzen zu einem viel einheitlicheren Bild führten. Amputation, Nervdurchtrennung und sonstige Verwundungen hatten stets denselben Erfolg: eine nach der Wundstelle gerichtete Krümmung.

Keimblätter von *Lupinus albus*, *Phaseolus vulgaris*, *Sinapis alba*, *Agrostemma Githago*, *Cannabis sativa* und *Linum usitatissimum* wurden weiterhin noch verschiedenartigen anderen Verletzungen unterzogen: sie wurden vielfach mit einer Nadel durchstochen, angesengt, angeätzt, oder es wurde ein Stückchen Epidermis abgezogen. Krümmungen — und zwar positive — erschienen aber nur bei *Agrostemma*, *Linum* und *Cannabis*, bei denen ein Keimblatt

mit Höllenstein gerieben wurde. Doch stieg die Zahl der Reaktionen nicht über 30 %, und der Ausschlag war unbedeutend. Aus diesen Versuchen können wir schließen, daß bei den Keimlingen die Lamina selbst gegen Verletzungen ziemlich unempfindlich ist.

2. Ältere Pflanzen.

Die Versuche mit älterem Pflanzenmaterial erstreckten sich sowohl auf ungeteilte als auch auf gefiederte Blätter. Die Eingriffe waren folgende: Bei ungeteilten Blättern wurden entweder die Seitennerven der einen Laminahälfte kurz vor ihrer Eintrittsstelle in den Hauptnerv durchschnitten oder es wurde eine Laminahälfte mit einer Nadel siebartig durchstochen, möglichst so, daß keine größeren Nerven getroffen wurden; bei gefiederten Blättern wurden entweder die Fiederchen der einen Flanke angesengt oder durchstochen oder es wurde ihr Hauptnerv an der Basis des Fiederchens durchgetrennt; ferner wurde die Lamina der Seitenfiederchen an der Spitze in der Längsrichtung eingeschnitten, jedoch so, daß der Hauptnerv nicht getroffen wurde. Eine Auswahl aus den Versuchsserien geben Tabellen XIX, XX. Hier sind zum Vergleich einige Experimente mit andersartiger Blattverletzung beigefügt; alle Serien mit zweifellosem Erfolg sind durch fetten Druck gekennzeichnet.

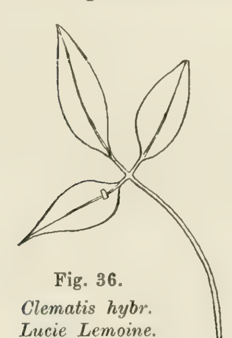


Fig. 36. *Clematis hybr. Lucie Lemoine.* Nerv eines Seitenfiederchens durchschnitten.

Tabelle XIX.

(Einseitige Verletzungen bei ungeteilten Blättern, hell.)

Versuchspflanze	Seitl. Hälfte der Lamina durchstochen		Seitennerven durchschnitten		Seitl. Hälfte der Lamina ab		Kerbe im Blattstiel		Blattstiel gebrannt	
	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen
Acer pseudoplatanus	10	0	**10**	**6**	**11**	**6**	10	0	—	—
„ *platanoides* .	10	0	**16**	**7**	**9**	**7**	10	0	—	—
Ribes rubrum . .	10	0	**14**	**4**	**10**	**5**	**10**	**5**	—	—
Viola odorata . .	**10**	**4**	**10**	**7**	**10**	**5**	**10**	**5**	**10**	**3**

Es zeigt sich, daß in den meisten Versuchen Amputation und Durchschneidung der Blattnerven annähernd gleich stark wirkt (Fig. 36, 37). Daß es aber nicht lediglich die Verhinderung des Abtransportes der Assimilationsprodukte ist, welche die positive Krümmung zur Folge hat, das läßt sich daraus erkennen, daß auch einzelne Serien mit Stichwunden und Spitzeneinschnitten entsprechende Reaktionen geben (*Viola*, *Dicentra*, *Clematis*-Arten (Fig. 38). Man wird daher nicht umhin können, anzunehmen, daß allein schon der Wundreiz, dem die Spreite unterliegt, Krümmungen auszulösen vermag, die im Blattstiele zum Austrag kommen.



Fig. 37. *Acer platanoides.* Nerven der einen Laminahälfte durchschnitten.

Fig. 38. *Viola odorata.* Die eine Laminahälfte siebartig durchstochen.

Tabelle XX.

(Einseitige Verletzungen bei gefiederten Blättern, hell.)

Versuchspflanze	Fiederchen versengt		Fiederchen mit Längsschnitt		Fiederchen durchstochen		Nerv durchschnitten		Kerbe im Blattstiel		Fiederchen ganz ab		Fiederchen halb ab	
	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen
Aquilegia vulgaris . . .	—	—	—	—	14	2	10	0	—	—	**7**	**6**	10	1
Cl matis vitalba . . .	10	1	**10**	**3**	**8**	**3**	**33**	**5**	10	1	**14**	**11**	**12**	**8**
„ *Lucie Lemoine* .	—	—	**10**	**4**	**28**	**17**	**23**	**12**	**10**	**3**	**20**	**15**	15	2
„ *tubulosa* . . .	—	—	—	—	**11**	**4**	**14**	**8**	—	—	**12**	**3**	15	2
Colutea arborescens . .	—	—	—	—	—	—	**19**	**5**	—	—	**12**	**3**	—	—
Dicentra spectabilis .	**10**	**3**	10	0	**10**	**6**	10	1		—	**10**	**7**	—	—
Rosa (Gruß an Teplitz) .	—	—	—	—	—	—	**12**	**5**	—	—	**14**	**9**	**10**	**6**
Rubus idaeus	—	—	10	0	10	0	**10**	**3**	9	0	**10**	**4**	20	1
Sambucus nigra . . .	—	—	10	1	10	0	**10**	**6**	—	—	48	**26**	—	—

Beachtenswert ist in dieser Beziehung vor allem das Verhalten von *Dicentra*. Hier trat bei Durchtrennung der Rippe nur eine zweifelhafte Reaktion auf, während die Serien mit Schnittwunden und Ansengen deutlich positiv verliefen.

Kap. VI. Besondere Reizleitungsvorgänge bei älteren Pflanzen.

Wir sind schon im Verlaufe unserer bisherigen Betrachtung einer Fülle von Reizleitungsvorgängen begegnet. Wir sahen, wie durch Abschneiden eines Keimblattes eine Krümmung im Hypokotyl erzeugt werden kann, und wie Verletzungen des Keimstengels selbst ihren Einfluß mehrere Zentimeter nach oben und nach unten geltend machen können. Bei den Gramineen speziell konnten wir feststellen, daß eine Überschreitung der Grenze von Hypokotyl und Koleoptile nach beiden Richtungen keinerlei Schwierigkeiten bietet. Entsprechende Verhältnisse wurden in reichem Maße auch bei den Organen älterer Pflanzen ermittelt. Eine Verletzung der Blattlamina kann eine Krümmungsbewegung im Stiele zur Folge haben. Die Amputation der gesamten Lamina kann den Sproß zu einer Reaktion veranlassen. Ätz- und Schnittwunden, die dem Blattstiel oder dem Laubsproß beigebracht werden, verursachen nicht nur eine lokale Zuwendung nach der verletzten Stelle, sondern die Reaktion kann über einen Dezimeter fortgepflanzt werden und beim Stengel mehrere Internodien ergreifen. Auf all diese Fälle wollen wir hier bloß andeutungsweise zurückgreifen und nur einige kompliziertere Fälle von Reizleitung bei älteren Pflanzen näher behandeln, Fälle, in denen die Reaktion gleichzeitig mehrere Organe in Mitleidenschaft zieht.

1. Synchrone Bewegungen opponierter Blätter

In Kap. 1 wurde auseinandergesetzt, daß besonders *Clematis*-Blätter schöne positive Reaktionen vollziehen, wenn die Fiederblättchen auf der einen Seite entfernt werden. Ich beobachtete nun gelegentlich, daß auch mitunter die opponierten unverletzten Blätter entsprechende Bewegungen ausführten, d. h. sie krümmten sich so, wie wenn sie auf derselben Flanke ihrer Fiederchen beraubt worden wären. Solche Fälle sind naturgemäß von hoher theoretischer Bedeutung, denn sie erweisen, daß hier kompliziertere Reizprozesse vorliegen, und sie liefern uns wiederum einen Beleg

dafür, daß nicht einfach einseitiger Nährstoffmangel für die Reaktion verantwortlich gemacht werden kann; denn es beteiligen sich ja Organe an der Krümmung, in denen die Leitungsbahnen in keiner Weise gestört sind. Deshalb wurden hier noch einige besondere Versuche angestellt, die bei 4 *Clematis*-Arten von Erfolg begleitet waren. In Tab. XXI sind die Reaktionen, die auch auf das Nachbarblatt übergriffen, durch römische Ziffer gekennzeichnet.

Tabelle XXI.

(Synchrone Bewegungen opponierter Blätter, hell.)

Versuchspflanze	Fiederchen der einen Seite entfernt		Fiederchen der einen Seite durchstochen		Blattstiel einseitig mit Höllenstein verletzt	
	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen
Clematis Davidiana . . .	10	IV, 4	—	—	—	—
„ *paniculata* . . .	10	III, 4	—	—	10	5
„ *tubulosa* . . .	10	V, 3	10	VIII, 1	—	—
„ *vitalba*	12	VIII, 2	—	—	10	4

Bei *Clematis tubulosa* konnte eine solche synchrone Betätigung auch dann erzielt werden, wenn bei dem einen Blatt des Paares nicht das ganze Fiederchen entfernt, sondern wenn bloß seine Lamina vielfach mit einer Nadel durchstochen wurde. Dagegen wurden die Reaktionen, die durch einseitige Verletzung des Blattstieles mit Höllenstein erzeugt wurden, nicht auf das Nachbarblatt übertragen. Durch gleichzeitig angestellte Kontrollversuche überzeugte ich mich davon, daß hier nicht etwa eine Verwechslung mit Nutationskrümmungen vorlag.

Sehen wir uns unter den verschiedenen Tropismen um, dann gibt es, soweit ich die Literatur überblicke, nichts, was sich unseren Versuchen an die Seite stellen ließe. Denn die Verhältnisse bei *Drosera*-Tentakeln, die sich rings von der Umgebung über dem Opfer zusammenneigen, auch wenn sie nicht direkt gereizt wurden, sind doch etwas anderer Natur; hier krümmen sich ja die indirekt durch Zuleitung gereizten Tentakeln in einer anderen Ebene als die, von denen der Reiz ausging. Dagegen finden wir ein Analogon bei den Schlafbewegungen von *Phaseolus vulgaris*. Pfeffer fand nämlich, daß auch ein verdunkeltes Blatt periodische Schwingungen

auszuführen vermag, wenn das Nachbarblatt dem Wechsel von Licht und Dunkel ausgesetzt ist (34). Übrigens gibt sich die Tendenz zu synchroner Betätigung bei *Clematis*-Blättern schon bei den Nutationskrümmungen zu erkennen, denn hier führen die opponierten Blattstiele gewöhnlich genau spiegelbildliche Bewegungen aus.

2. Synchrone Bewegungen des Sprosses bei Blattverletzung.

Ganz entsprechende Übertragungen wie die soeben geschilderten finden nicht bloß von Blatt zu Blatt, sondern auch von den Blättern zum Sproß statt. Man erhält sie, wenn man 2 opponierte Blätter auf derselben Seite verletzt, wenn man also bei ungeteilten Blättern die spiegelbildlich einander gegenüberliegenden Laminahälften oder bei gefiederten Blättern die entsprechenden Fiederblättchen entfernt. Diese Versuche sind in Tab. XXII zusammengestellt. Wie zu erwarten war, führten bei diesem Eingriff die Blattstiele *(Clematis, Sambucus)* oder die Blattstiele + Hauptnerven (*Urtica, Syringa*-Schößlinge) wundwärts gerichtete Reaktion aus, die in der Mehrzahl der Fälle auf die Blätter beschränkt blieben (arab. Ziffern), mitunter aber + auch ausgeprägt auf den Stengel übergriffen, so daß sich der ganze Sproß mitsamt den Blätter nach der verletzten Flanke überneigte (röm. Ziffern). Die Leitung im Sprosse selbst betrug bei *Clematis* und *Sambucus* gegen 1 dm oder mehr und erstreckte sich bei *Clematis* auch auf Zonen, die oberhalb der Insertionsstelle der verletzten Blätter lagen.

Tabelle XXII. (Synchrone Bewegungen des Sprosses bei Blattverletzung, hell.)

Versuchspflanze	Art der Verletzung	Zahl der Individuen	Zahl der Reaktionen
Clematis vitalba . . .	Fiederchen einseitig ab	10	V, 2
Sambucus nigra . . .	" " "	10	III, 4
Syringa vulgaris . . .	Lamina " "	10	II, 6
Urtica dioica	" " "	10	II, 2

3. Synchrone Bewegungen der Blätter bei Sproßverletzung.

In derselben Weise wie durch Blattverletzungen Mitschwingungen im Sproß erzielt werden können, gelingt es auch, durch einseitige Verletzungen des Sprosses die senkrecht zu der Insertionsebene

der Blätter liegen, korrespondierende Krümmungen der Blätter auszulösen. In Tab. XXIII bedeuten arab. Ziffern wieder die Fälle, in denen bloß das gereizte Organ, also der Sproß, reagierte, während durch römische Zahlen diejenigen Krümmungen gekennzeichnet sind, bei denen sowohl die Sprosse als auch die Blattstiele eine nach der Wundseite gerichtete Bewegung vollzogen. Die Sproßverletzung bestand entweder in einer Kerbe oder in einer Ätzwunde. Gute Erfolge erhielt ich mit *Sambucus*, *Clematis hybr. Lucie Lemoine* und *Cl. Jackmanni* (Fig. 39—41), während in den übrigen Fällen die Mitreaktionen vereinzelt blieben. Bei *Sambucus* war es gleichgültig, ob die Kerbe oberhalb oder unterhalb der Blattansatzstelle lag.



Fig. 39. *Clematis hybr. Lucie Lemoine.* Sproß mit Höllenstein betupft; synchrone Krümmung des Blattstiels.



Fig. 40. *Cl. Jackmanni.* Sproß mit Höllenstein betupft; synchrone Krümmung des Blattstiels.



Fig. 41. *Sambucus nigra.* Kerbe im Sproß; synchrone Krümmung des Blattstiels.

Tabelle XXIII. (Synchrone Bewegungen der Blätter bei Sproßverletzung, hell.)

Versuchspflanze	Quereinschnitt		Ätzwunde	
	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen
Clematis Jackmanni . . .	—	—	10	III, 7
„ *paniculata* . . .	—	—	11	II, 7
„ *vitalba*	—	—	10	I, 9
„ *hybr. Lucie Lemoine*	—	—	10	IV, 6
„ *Ville de Paris* . .	—	—	6	I, 5
Sambucus nigra	17	IX, 5	10	2

Kap. VII. Versuche mit dekapitierten Keimlingen.

Die Versuche mit dekapitierten Keimlingen wurden zunächst von einer gewissen Fragestellung aus angestellt. Es sollte nämlich ermittelt werden, ob Kerben auch dann wirksam sind, wenn die Spitze mitsamt den Keimblättern entfernt wird, wenn also der absteigende Strom von Reservestoffen und Assimilaten von vornherein ausgeschaltet ist. Es sollte also mit anderen Worten von neuer Basis aus die Interpretierung geprüft werden, die Heidmann für seine Experimente vorschlug. Daran schlossen sich aber im Verlauf der Untersuchung neue Spezialfragen an, die z. T. nur in lockerem Zusammenhang miteinander stehen.

1. Keimling dekapitiert, dann einseitig verletzt.

Die Versuche wurden zunächst dem Ausgangspunkt entsprechend mit solchen Dikotyledonenkeimlingen angestellt, die ein Hypokotyl entwickeln. Es wurde die Spitze des Keimstengels mit Plumula und Kotyledonen abgeschnitten und dann wenig unterhalb der Schnittfläche ein Querschnitt beigefügt. Resultatlos verliefen die Versuche mit *Cucurbita*, *Lupinus*, *Phaseolus vulgaris*, *Ricinus* und *Silybum*, dagegen stellten sich bei *Helianthus*, *Linum* und *Sinapis* positive Krümmungen ein, bei *Helianthus* jedoch bloß bei dem schneller wachsenden, etiolierten Material (Tab. XIV). Nun erhob sich aber von vornherein die Möglichkeit, daß das negative Ergebnis so zahlreicher Serien bloß eine Folge des vorhergehenden zu starken Eingriffs sein könnte. Deshalb wurden einige Kontrollexperimente angestellt, bei denen bloß die Kotyledonen entfernt wurden, während die Spitze mit der Plumula erhalten blieb (Fig. 42). Es zeigte sich, daß nunmehr tatsächlich die Krümmungen bei *Helianthus* beträchtlich vermehrt sind, und daß auch *Phaseolus vulgaris* und *Cucurbita* reagieren, die bei der vorhergehenden Versuchsanstellung gerade geblieben waren (Tab. XXV). Offenbar wird also durch das Dekapitieren entweder ein zu starker Chok ausgeübt oder das Wachstum sistiert.

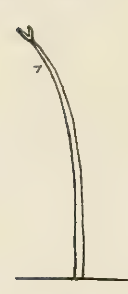


Fig. 42. *Sinapis.* Beide Kotyledonen ab, dann Kerbe.

Nachdem aber einmal einwandfrei festgestellt war, daß der Stoffstrom, der von den Kotyledonen ausgeht, höchstens von neben-

sächlicher Bedeutung ist, wurden die Versuche auch auf Dikotyledonenkeimlinge mit Epikotyl und auf Gramineenkoleoptilen ausgedehnt (Tab. XXIV). *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus* gaben negative Resultate, dagegen reagierten die Gramineen im dekapitierten Zustand z. T. vortrefflich *(Avena)*, was wohl damit im Zusammenhang steht, daß abgesehen von der hohen Empfindlichkeit der Basis das Wachstum sehr tief hinabreicht.

Aus den bisherigen Angaben ergibt sich wiederum, daß die Reaktion auf den Wundreiz an sich und nicht auf eine Unterbrechung der Leitungsbahnen zurückzuführen ist. Auch eine korrelative Beeinflussung durch die Spitze, wie Heidmann sie für möglich hält, ist jetzt ausgeschlossen. Deshalb ist es auch verständlich, daß derselbe Erfolg erreicht wird, wenn man die dekapitierten Keimlinge nicht durch Kerben verletzt, sondern eine oberflächliche Höllensteinwunde beibringt. Diese Versuche sind in Tab. XXIV rechts beigefügt.

Tabelle XXIV. (Dekapitiert, dann einseitig verletzt.)

Versuchspflanze	Dekapitiert, dann Kerbe				Dekapitiert, dann Ätzwunde	
	hell		dunkel		dunkel	
	Indiv.	Reakt.	Indiv.	Reakt.	Indiv.	Reakt.
Agrostemma Githago	—	—	—	—	8	1
Brassica Napus	—	—	—	—	3	2
Cucurbita Pepo	—	—	25	0	8	0
Helianthus annuus	23	0	**19**	**8**	—	—
Linum usitatissimum	—	—	**14**	**5**	**17**	**8**
Lupinus albus	11	0	24	0	—	—
Phaseolus vulgaris	14	0	24	0	—	—
Ricinus communis	13	0	—	—	—	—
Silybum Marianum	—	—	18	0	—	—
Sinapis alba	—	—	**41**	**18**	—	—
Phaseolus multiflorus	—	—	20	0	—	—
Vicia Faba	—	—	16	0	7	0
Avena sativa	—	—	**16**	**11**	**12**	**9**
Hordeum vulgare	—	—	—	—	**14**	**10**
Secale cereale	—	—	16	2	**15**	**5**
Triticum vulgare	—	—	—	—	**43**	**24**
Panicum miliaceum	—	—	—	—	7	0

Tabelle XXV.
(Kotyledonen ab, dann einseitiger Quereinschnitt.)

Versuchspflanze	Hell		Dunkel	
	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen
Cucurbita Pepo . . .		—	22	9
Helianthus annuus . .	15	2	12	9
Phaseolus vulgaris . .	8	2	12	2
Sinapis alba	—	—	16	6

Unter den Dikotylen zeichnet sich bloß *Linum* durch zahlreiche Reaktionen aus, bei den Gramineen geben alle Vertreter des *Avena*-Typus gute Resultate, während *Panicum* nicht reagiert. Das mag wiederum damit in Zusammenhang stehen, daß bei *Panicum* die ganze Koleoptile abgeschnitten und somit der Vegetationspunkt entfernt wurde. Infolgedessen befindet sich das zurückbleibende Hypokotyl im Zustand eines starken Choks.

Als allgemeines wichtiges Resultat aus unseren Dekapitationsversuchen möge noch hervorgehoben werden, daß eine allseits gleichmäßig wirkende Wunde (Schnittfläche) den tropistischen Einfluß einer einseitig wirkenden Verletzung (Kerbe, Ätzwunde) nicht aufhebt. Genau zu demselben Ergebnis ist Spalding für Wurzeln gelangt (42).

2. Keimling einseitig verletzt, dann dekapitiert.

Unsere Experimente haben ergeben, daß auch dekapitierte Keimlinge ihr Reaktionsvermögen bewahren. Damit war nun die Möglichkeit für eine weitere Fragestellung gegeben. Ist zum Eintritt der Reaktion das dauernde Vorhandensein der Wunde erforderlich oder kann sie, wenn sich die Erregung ausgebreitet hat, entfernt werden, ohne daß damit der Reizerfolg unterdrückt wird? Für die Wurzeln ist diese Frage schon näher untersucht worden (Němec, Spalding [28, 42]), und zwar zeigte sich, daß trotz der nachträglichen Amputation der Wurzelspitze samt Wundstelle eine traumatotropische Krümmung erfolgt. Das gilt nun auch für unsere Keimlinge. Sehr groß ist allerdings die Zahl der Reaktionen nicht und stets geringer, als wenn nicht dekapitiert wurde (Tab. XXVI). Die Handhabung bei den Versuchen war folgende: Die Keimlinge wurden nahe unterhalb der Spitze durch Höllenstein oder mit einer

Kerbe verwundet. Dann wurden sie 0,5—1 cm unterhalb der Wundstelle dekapitiert, und zwar immer zu einer Zeit, wo von einer Reaktion noch nichts zu bemerken war (nach 3—10 Minuten). Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, verliefen nicht alle Serien gleich günstig. So fielen die Versuche mit *Sinapis* negativ aus, und nur bei *Avena* und *Phalaris* erschienen die Reaktionen in größerer Anzahl. Die Krümmungen bleiben meistens ziemlich unbedeutend (Fig. 43), manchmal aber erreichen sie ein recht beträchtliches Ausmaß (Fig. 44).

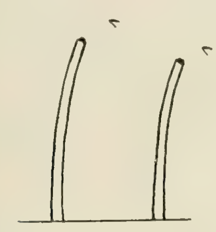


Fig. 43.
Avena-Keimlinge.
Kerbe, dann unterhalb dekapitiert.

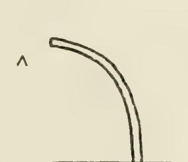


Fig. 44. *Sorghum*.
Kerbe in der Koleoptile, dann darunter dekapitiert.

Tabelle XXVI.
(Einseitig verletzt, dann dekapitiert, dunkel.)

Versuchspflanze	Kerbe, dann dekapitiert		Ätzwunde, dann dekapitiert	
	Individuen	Reaktionen	Individuen	Reaktionen
Sinapis alba	15	0	19	0
Avena sativa	26	5	19	5
Hordeum vulgare . .	63	6	19	3
Triticum vulgare . . .	31	6	22	2
Phalaris canariensis .	—	—	20	8
Sorghum vulgare . . .	—	—	6	1

Aus diesen Versuchen folgt, daß 1) die zugeleitete Erregung unabhängig von der Wunde eine Krümmung zum Austrag zu bringen vermag und daß 2) auch eine nachträglich beigefügte allseitige Verletzung die Wirksamkeit einer zuvor ausgeführten einseitigen nicht auslöscht, selbst dann, wenn die erste Wundstelle entfernt wird und die zweite weiter besteht.

3. Schief dekapitiert.

Es wurde von verschiedenen Autoren darauf hingewiesen, daß Wurzeln auch dann eine traumatotropische Reaktion ausführen, wenn sie schief dekapitiert werden. „Wenn die Amputation der Wurzelspitze durch einen schrägen Schnitt bewerkstelligt wird, resultiert eine Krümmung nach der durch den Schnitt länger gebliebenen Seitenlinie hin" (19). Nun kann man sich vorstellen, daß ein solcher Schnitt dieselben Bedingungen herstellt, wie wenn eine Wurzel gerade dekapitiert und dicht unterhalb der Schnittfläche einseitig verletzt worden wäre. Von diesem Standpunkt aus müßte also die kürzer gewordene Fläche als Wundflanke und die Krümmung, wie es ja dem Wurzeltraumatotropismus entspricht, als negativ bezeichnet werden. Ist dies richtig, dann muß nach unseren bisherigen Erfahrungen bei unseren Keimlingen bei schräger Amputation der Spitze eine gerade entgegengesetzte Reaktion, d. h. eine solche nach der kürzer gewordenen Seitenlinie erfolgen. Dies ist nun tatsächlich der Fall. Unter den Dikotyledonen, die ja überhaupt das Dekapitieren schlecht vertragen, führte bloß ein Experiment mit *Helianthus* zu einem schwachen Erfolg, dagegen erwiesen sich unter den Gramineen *Hordeum* und *Avena* als günstige Versuchsobjekte (Tab. XXVII). Bei beiden Formen krümmte sich auf diesen Eingriff hin die Hälfte der Individuen nach der erwarteten Richtung, während die übrigen gerade blieben (Fig. 45). Auch diese Reaktionen lassen sich weder durch Korrelationswirkung noch durch Störung des Stoffstroms verständlich machen, sind also zweifellos traumatotropischer Natur.



Fig. 45. *Avena.* Schief dekapitiert.

Tabelle XXVII. (Schief dekapitiert, im Dunkeln.)

Versuchspflanze	Indiv.	Reakt.	Versuchspflanze	Indiv.	Reakt.
Cucurbita Pepo . .	8	0	*Vicia Faba* . . .	15	0
Helianthus annuus .	**16**	**4**	*Avena sativa* . . .	**18**	**9**
Lupinus albus . .	32	0	*Hordeum vulgare* .	**19**	**9**
Phaseolus vulgaris .	10	0	*Secale cereale* . .	13	0
Ricinus communis .	28	0	*Triticum vulgare* .	8	0
Silybum Marianum .	15	0			

Kap. VIII. Reizung gegenüberliegender Flanken.

Bringt man an einem Keimstengel auf zwei gegenüberliegenden Flanken in derselben Höhe zwei gleichtiefe Einschnitte an, dann erfolgt keine Reaktion. Ebenso bleibt eine solche aus, wenn zwei tiefe, die Mittellinie überschneidende Kerben nahe beieinander angebracht werden. Dasselbe gilt, wenn man bei Dikotyledonenkeimlingen beide Keimblätter gleichzeitig entfernt, oder wenn zwei gegenüberliegende Punkte des Keimstengels oder der Gramineenkoleoptile gleich oft mit Höllenstein betupft werden. In allen diesen Fällen heben sich die entgegengerichteten Krümmungstendenzen auf, ein sichtbarer Erfolg ist nicht zu erwarten.

Anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn der Reiz entweder auf der einen Seite absichtlich stärker gewählt wird, oder wenn die Wundstellen in vertikaler Richtung gegeneinander verschoben werden.

Das erste kann man dadurch erreichen, daß man den Einschnitt auf der einen Seite etwas tiefer macht oder häufiger mit Höllenstein betupft. In solchen Fällen krümmt sich das Organ, wie schon Fitting bei der *Avena*-Koleoptile nachgewiesen hat (9), im Sinne der stärkeren Reizung. Auch in dieser Beziehung besteht Übereinstimmung mit den Wurzeln. So fand Günther z. B. in Versuchen, bei denen gegenüberliegende Punkte der Wurzelspitze mit verschiedenen heißen Kanten eines Kupferwürfels berührt wurden, „daß die Wurzeln bei Verletzung durch 70° und 80° meist noch eine Empfindlichkeit gegen Reizunterschiede von 10° besitzen". Günther gelangte fernerhin zu der interessanten Feststellung, daß oberflächliche Brandwunden stärker wirken als Schnittwunden und daß zwischen dem Erfolg von Oberflächenschnitten und Querschnitten kein Unterschied besteht (13). Ich selbst ermittelte, daß *Triticum*-Koleoptilen 5- und 10maliges Betupfen mit Höllenstein noch scharf auseinanderhalten. Aber es lag zunächst nicht in meiner Absicht, diese Versuche, deren weitere Ausarbeitung noch ein feineres Maß für die Unterschiedsempfindlichkeit liefern könnte und die auch im Sinne Günthers für eine Beurteilung der Wirksamkeit verschiedenartiger Reize verwendet werden könnten, spezieller durchzuführen. Vielmehr wandte ich meine Hauptarbeit den Experimenten der zweiten Art zu, also solchen, bei denen opponierte Flanken zwar mit derselben Dosis aber in verschiedener Höhenlage gereizt wurden. Denn diese Versuche eröffneten Aus-

blicke auf die Verteilung der Empfindlichkeit im Keimstengel und waren gleichzeitig dazu angetan, interessante Hinweise auf das Interferieren verschieden gerichteter Reizleitung zu geben.

1. Dikotyledonenkeimlinge.

Von Dikotyledonen wurden nur drei Arten untersucht, deren Verhalten in Tab. XXVIII zusammengestellt ist. Bei *Phaseolus vulgaris* traten überhaupt keine Reaktionen auf, obwohl bei nur einseitiger Reizung sowohl der Spitze wie auch der Basis zahlreiche Krümmungen erfolgen. Offenbar löschen sich hier also die entgegengerichteten Erregungen oder Krümmungstendenzen aus, sonst hätte entweder eine S-Krümmung auftreten oder, falls in verschiedenen Stengelregionen die Sensibilität stark abgestuft ist, bloß ein Reizerfolg im Sinne der Spitze oder der Basis erscheinen müssen.

Tabelle XXVIII.

(Gegensinnige Reizung opponierter Flanken, dunkel.)

Es bedeutet: Röm. Ziffer = Krümmung total, arab. Ziffer = Krümmung ± lokal, ferner bei gegensinniger Reizung:

+ = Krümmung im Sinne der Spitzenreizung,
— = „ „ „ des basalen Reizes,
S = S-Krümmung im Sinne der gegensinnigen Reizung.

Versuchspflanze	Art der Reizung	Individuen	Reaktionen
Phaseolus vulgaris .	Kerbe hoch : tief	13	0
„ „ .	„ hoch	18	XV, 3
„ „ .	„ tief	25	15
Sinapis alba . . .	Ätzwunde hoch : tief	14	I +, 5 +, 1 S, I —, 1 —
„ „ . . .	„ hoch	10	I, 7
„ „ . . .	„ tief	16	I, 9
Vaccaria parviflora .	„ hoch : tief	15	II +, 7 +, I —, 1 —
„ „ .	„ hoch	19	IV, 6
„ „ .	„ tief	22	III, 2

Da aber keines von beiden zutrifft, so können wir schließen, daß die Sensibilität annähernd gleich stark ist, und daß die Erregung rasch weitergeleitet wird, denn sonst müßte es ja zu einer Doppelkrümmung kommen. Zu diesem Versuch muß noch bemerkt werden, daß die tiefer gelegene Kerbe nicht ganz an der Basis, sondern etwa in mittlerer Höhe des Keimstengels lag. Wahrscheinlich wäre

das Bild sonst etwas anders ausgefallen. Dafür geben die Versuche mit *Sinapis* und *Vaccaria* einen Beleg. Hier wurde die eine Wunde unmittelbar unter den Keimblättern, die entgegengerichtete direkt über der Erde beigebracht, und zwar wurde hierbei gleich oft mit dem Höllensteinstift betupft, weil sich damit eine leichtere Dosierung ermöglichen läßt. In diesen Experimenten nun dominieren bei doppelseitiger Reizung weitaus die Reaktionen im Sinne des Spitzenreizes. Bei *Vaccaria* war ein solches Verhalten durchaus zu erwarten, da hier bei alleiniger Reizung der Basis nur ganz wenige Reaktionen auftreten. Hier entspricht das Verhältnis der Spitzen- und Basisreaktionen etwa dem in den Vergleichsexperimenten, S-Krümmungen fehlen, und zweimal wird die Spitzenkrümmung in die Basis, einmal die Basiskrümmung in die Spitze, also in die Domäne des gegenwirkenden Reizes geleitet.

Auffälliger liegen die Verhältnisse bei *Sinapis.* Während hier nämlich bei bloß einseitiger Reizung der Spitze oder der Basis der Erfolg etwa derselbe ist, herrschen bei gleichzeitiger gegensinniger Reizung die Spitzenkrümmungen vor und statt der zu erwartenden 10 Reaktionen im Sinne der Basis erschienen bloß 2. Dies ist nur so verständlich, daß der von der Spitze zugeleitete Reiz dem direkt wirkenden basalen entgegenarbeitet. Aber auch die Spitzenkrümmungen selbst weisen ein kleines Defizit auf, das zweifellos durch Zuleitung der Basis bedingt ist. Da aber die Hemmung, die von der Spitze ausgeht, weit beträchtlicher ist als die der Basis, und da andererseits in den Kontrollversuchen kein Unterschied in akropetalem und basipetalem Leitungsvermögen zutage tritt, so sind wir zu dem Schlusse berechtigt, daß das Übergewicht der Spitzenreaktionen in diesem Falle tatsächlich auf größerer Sensibilität und nicht bloß auf rascherem Wachstum beruht. Ob das überhaupt die Norm ist für die Dikotyledonenkeimlinge, müßte erst durch ausgedehntere Experimente entschieden werden.

2. Gramineen des *Avena*-Typus.

Mit größerer Ausführlichkeit wurden die Gramineen behandelt, die sich ja schon früher sowohl wegen ihrer hohen Sensibilität als auch wegen ihres bedeutenden Reizleitungsvermögens als die günstigsten Versuchsobjekte erwiesen haben. Der *Avena*- und der *Panicum*-Typus sollen wieder gesondert besprochen werden.

Tabelle XXIX. Gegensinnige Reizung beim *Avena*-Typus (je 5mal mit Höllenstein betupft). Keimlinge 2—3 cm hoch; im Dunkeln.

Es bedeutet: Sp = äußerste Koleoptilspitze; Wz. = maximale Wachstumszone;
B. = Basis der Koleoptile;
röm. Ziff. = Krümmung total; arab. Ziff. = Krümmung ± lokal;
arab. Ziff. mit Strich (bloß bei basaler Reizung) = Krümmung nur in der Koleoptilspitze;
ferner (bloß bei gegensinniger Reizung):
\+ = Reaktionen im Sinne der Spitzenreizung;
— = Reaktionen im Sinne der basalen Reizung;
S = S-Krümmung im Sinne der gegengerichteten Reizung.

Versuchs-pflanze	Art der Reizung	Zahl der Individuen	Reaktionsbild nach 1 h	2 h	3 h	4 h	9 h	24 h
Secale cereale	Sp. : B.	18	IV —, 4 —, 1 S, 1 +	VI —, 5 —, 2 +	—	—	—	X —, 2′ —
	Sp.	15	II, 6	V, 4	V, 4	—	—	—
	B.	5	III, 1	III, 1	III, 1	—	—	—
Hordeum vulgare	Sp. : B.	41	V —, 7 —, 2′ —, 1 S	XII —, 9 —, 1 +	XV —, 10 —, 1 +	XIV —, 9 —, 1 +	19 —, 1 S, 1 +	—
	Sp.	34	IV, 14	IV, 21	V, 20	V, 18	—	—
	B.	31	XI, 5, 1′	XX, 4	XI, 13	XI, 13	—	—
Triticum vulgare	Sp. : B.	24	II —, 4 —, 1 S, 1 +	X —, 4 —, 1 S	—	III —, 9 —	—	—
	Sp.	30	I, 10	III, 8	I, 9	—	5	—
	B.	24	VI, 2′, 4	II, 2′, 12	I, 1′, 9	—	11	—
Avena sativa	Sp. : B.	18	4 —, 2 +	III —, 9 —, 2 S	III —, 8 —, 1 S, 2 +	III —, 7 —, 2 S	13 —, 2 +	10 —, 1 +
	Sp.	9	7	7	II, 3	II, 3	I, 2	3
	B.	12	IV, 3	IV, 4	VI, 3	IV, 7	III, 8	I, 9
	Sp. : Wz.	19	5 —	10 —	5 —, I +, 1 +	—	III —, 3 —, II +	I —, 2 —, I +
	Wz. : B.	11	5 —, I +, 5 +	7 —, 2 +	7 —, 2 +	—	—	6 —

Beginnen wir zunächst mit *Secale.* In den beiden unteren Zeilen der Tab. XXIX ist das Verhalten bei bloß einseitiger Reizung sowohl der Spitze als auch der Basis wiedergegeben. Es zeigt sich, daß basale Reizung eine größere Anzahl von Reaktionen gibt (80 gegen 60 %), daß aber in beiden Fällen Reizleitungen auftreten, die dazu führen, daß die ganze Koleoptile an der Krümmung teilnimmt. Wie steht es nun, wenn Koleoptilspitze und Basis in verschiedenem Sinn gereizt werden? Darüber gibt die oberste Zeile Auskunft. Zunächst ist einmal die Zahl der überhaupt auftretenden Reaktionen geringer als in beiden Vergleichsserien, es müssen sich also, so dürfen wir folgern, die gegengerichteten Reizungen bei einem Teil der Individuen aufheben, wie dies auch bei *Sinapis* der Fall war. Die Reaktionen, die zur Ausführung gelangen, sind zu 80 % etwa im Sinne der Basis, und es ist zu bemerken, daß sechs davon nicht auf die Nachbarschaft der Wunde beschränkt bleiben, sondern sich bis in die Spitzenregion verbreiten, also hier die entgegengesetzte Krümmungstendenz überwinden, während die beiden vereinzelten Spitzenreaktionen lokal begrenzt bleiben. Wir haben hier also den interessanten Fall, daß die zugeleitete Reizung die gleich starke örtliche überwindet. Schon in meiner Arbeit über Haptotropismus habe ich auf einen derartigen Vorgang hingewiesen, nämlich bei *Zea*-Keimlingen, wo der Kontaktreiz des Hypokotyls in die gegengereizte Koleoptile wandert und dort zu einer Reaktion führt. Wir werden beim Traumatotropismus derartigen Fällen noch wiederholt begegnen. Sie sind für uns ein Hinweis darauf, daß das unterschiedliche Verhalten von Koleoptilbasis und Spitze bei lokaler einseitiger Reizung nicht etwa bloß auf verschiedener Reaktionsfähigkeit beruht, sondern daß tatsächlich auch die Sensibilität verschieden ist.

Entsprechende Versuche wurden mit *Avena, Triticum* und *Hordeum* angestellt, und sie führten, wie aus der Tabelle zu ersehen ist, stets zu demselben Ergebnis. Die ganz vereinzelten Spitzenreaktionen blieben durchweg lokal beschränkt, während die zahlreichen Krümmungen im Sinne der Basis vielfach auch die Koleoptilspitze erfaßten. Aus all diesen Versuchen folgt mit Deutlichkeit, daß das Übergewicht der Reaktionen im Sinne der Basis nicht etwa bloß auf einseitig begünstigter Reizleitung in akropetaler Richtung beruhen kann. Dies führt uns zu dem Schluß, daß die Sensibilität in der Basis sicher größer ist als in der obersten Koleoptilspitze. Es herrschen also zweifellos andere Verhältnisse in

der Verteilung der Empfindlichkeit als beim Phototropismus, und in dieser Hinsicht stimmt der Traumatotropismus mit der Kontaktreizbarkeit überein (44). Wie steht es aber mit der Sensibilität der maximalen Wachstumszone? Zur Entscheidung dieser Frage wurden zwei weitere Versuche mit *Avena* angestellt (Tab. XXIX unten). Einmal wurde die äußerste Koleoptilspitze und die maximale Wachstumszone (1 cm unter der Spitze) gegensinnig gereizt, das andere Mal die Wachstumszone und die Basis. Im ersten Fall verliefen fast alle Reaktionen im Sinne der Reizung der Wachstumszone, und erst nach 3 Stunden traten zwei entgegengerichtete Krümmungen auf. Diese Verspätung ist wohl eine Folge der gegengerichteten zugeleiteten Reizung, die bei der Mehrzahl der Keimlinge eine Spitzenkrümmung überhaupt unterdrückte. Werden dagegen Wachstumszone und Basis entgegengesetzt gereizt, dann treten in der ersten Stunde etwa zu gleichen Teilen Krümmungen in beidem Sinn auf, während S-Kurven wie im vorherigen Versuch fehlen. Im weiteren Verlauf aber wandelt sich das Bild. Die positiven Krümmungen verschwinden größtenteils, und die im Sinne der Basis gerichteten gelangen zur Vorherrschaft. Erwähnung verdient, daß nicht etwa die einen Keimlinge bloß dem basalen, die anderen bloß dem höher beigefügten Reiz folgen, sondern daß sich bei ein und demselben Individuum ein Umschlag vollziehen kann. Nach einer in der Wachstumszone lokalisierten, dem dort einwirkenden Reiz entsprechenden Vorkrümmung vollzieht sich eine entgegengesetzte basale Nachkrümmung, die mit Verspätung ein-

Tabelle XXX. Auf der einen Flanke Koleoptilspitze und stein betupft. Keim-

Es bedeutet: röm. Ziff. = Krümmung total;
arab. „ = „ lokal;
„ „ mit Strich oben = Krümmung in der Spitze;
„ „ „ „ unten = „ „ „ Basis;

Versuchspflanze	Zahl der Individuen	Reaktions- 1 h	2 h
Hordeum vulgare	24	$\underline{4 +}$	II +, $\underline{7 +}$, $\overline{1 +}$
Triticum vulgare	19	$\underline{1 +}$, 1 S, 1 —	$\underline{1 +}$, 1 S, 10 —
Avena sativa	19	$\underline{7 +}$, 2 —	$\underline{7 +}$, $\overline{1 +}$, 1 S, 3 —

setzt, also offenbar bis zum Ausklingen der ersten Krümmungsphase aufgespart blieb. Das Verhalten der Keimlinge in beiden Experimenten ist deshalb sehr interessant, weil es zeigt, daß in der Koleoptile zwei Krümmungstendenzen nebeneinander bestehen können, die jede zu ihrer Zeit zum Austrag kommen. Hinsichtlich der Frage nach der Sensibilität gelangen wir aber zu dem Schluß, daß die Wachstumszone sicher empfindlicher ist als die Spitze, dagegen kann der Unterschied in der Empfindlichkeit zwischen Wachstumszone und Basis nach der Zahl der Reaktionen zu urteilen (6 : 7) nicht sehr groß sein. Eine Entscheidung nach der einen oder anderen Richtung wird dadurch erschwert, daß zwar die Reaktionen, die der Wunde in der Wachstumszone entsprechen, zuerst zum Durchbruch gelangen, aber viel eher ausklingen. Um hierüber Sicherheit zu erlangen, müßte man die Versuche noch nach der mannigfachsten Weise variieren, insbesondere verschiedene Reizintensitäten wählen. Hier liegt also noch ein weites Feld für eingehendere Arbeit offen, und ich möchte mich darauf beschränken, an dieser Stelle noch eine ergänzende Versuchsserie anzuführen.

Keimlinge von *Triticum Hordeum* und *Avena* wurden auf der einen Flanke an zwei Stellen, nämlich an der Spitze und der Basis mit Höllenstein 5 mal betupft, auf der entgegengesetzten Flanke bloß 5 mal in der Wachstumszone (Tab. XXX). Am einheitlichsten war das Verhalten von *Hordeum*. Hier erschienen in den ersten 3 Stunden überhaupt bloß Reaktionen im Sinne der doppelt gereizten Flanke. Diese Reaktionen blieben in der Mehrzahl der

Basis, auf der anderen maximale Wachstumszone 5 mal mit Höllen-
linge 2—3 cm; dunkel.

+ = Krümmung nach der doppelt gereizten Flanke;
— = „ „ „ einfach „ „ ;
S = S-Krümmung im Sinne der beiden tiefer gelegenden Reize.

bild nach

3 h	4 h	9 h	24 h
III +, 7 +	II +, 12 +, 1 S	II +, 11 +, 2 —, 1 S	9 +, 2 S
2 +, 1 S, 8 —	1 +, 1 S, 6 —	4 +, 2 S, 3 —	—
5 +, 1 +, 3 S, 6 —	5 +, 1 +, 10 —	5 S, II —, 5 —	11 +, 1 S, I —, 1 —

Fälle auf die untere Hälfte des Keimlings beschränkt und reichten bis nahe an die Wunde in der maximalen Wachstumszone heran (analog wie in Fig. 46 bei *Triticum*). Nur ein Keimling krümmte sich an der Spitzenzone, bildete aber nachträglich wie zwei andere Keimlinge des ersten Typus eine totale Krümmung aus. Erst nach der vierten Stunde wurde eine S-Kurve beobachtet, deren oberer Teil der Reizung in der Wachstumszone entsprach, und im weiteren Verlauf gesellten sich zwei weitere lokale Krümmungen in der Wachstumszone hinzu. Es wurden also die Reaktionen in der Wachstumszone durch die doppelte gegensinnige Reizung nahezu vollständig ausgelöscht. Das Verhalten von *Triticum* ist nahezu entgegengesetzt. Nach 2 Stunden sind zehn lokale Reaktionen in der Wachstumszone vorhanden. Ein Keimling ist in der Basis gekrümmt und einer bildet eine S-Kurve entsprechend der gegensinnigen Reizung von Wachstumszone und Basis. Von einem Einfluß der Spitzenreizung ist überhaupt nichts wahrzunehmen. Später klingen dann die Krümmungen in der Wachstumszone allmählich aus, es erscheint eine weitere S-Kurve, und drei basale Krümmungen treten hinzu. Dieser Unterschied gegen *Hordeum* erklärt sich offenbar dadurch, daß hier bei *Triticum* die Empfindlichkeit in der Wachstumszone wesentlich verstärkt ist, und zwar um so mehr, als die Reaktion die von der Spitze nach der Basis zugeleiteten Hemmungen zu überwinden hat. Berücksichtigt man noch, daß bei alleiniger Reizung der Basis bei *Triticum* $^2/_3$ der Individuen reagieren (Tab. XXIX), so ist der Schluß gerechtfertigt, daß hier die Sensibilität von der Spitze bis zur Wachstumszone zu und von da an wieder etwas abnimmt. *Avena* steht in seinem Verhalten etwa in der Mitte zwischen *Hordeum* und *Triticum*. Man hätte vielleicht nach den Ergebnissen der Tab. XXIX erwarten können, daß erst eine Krümmungsphase im Sinne der Wachstumszone und dann eine solche im Sinne der Basis folgte, wie dies ja bei gegensinniger Reizung dieser beiden Regionen der Fall war. Tatsächlich lagen die Verhältnisse aber umgekehrt. Dadurch, daß zu dem basalen Reiz noch der Spitzenreiz hinzukommt, ist das Übergewicht so sehr nach dieser Flanke verschoben, daß in den ersten 2 Stunden vorwiegend Reaktionen nach dieser Richtung erfolgen, und zwar sind davon sieben basal und bloß eine liegt in der Spitze. Der Spitzenreiz hat also im wesentlichen nur nach der Richtung ge-



Fig. 46. *Triticum*. Auf opponierten Flanken mit Höllenstein betupft.

wirkt, daß die basale Krümmung früher zum Ausbruch kam als die entgegengerichtete in der Wachstumszone. Erst in der dritten und vierten Stunde gelangt diese zur Vorherrschaft, einzelne Keimlinge machen ein S-Stadium durch, und nach 9 Stunden sind nur noch S-Kurven und Krümmungen im Sinne der Wachstumszone vorhanden, von denen zwei bis an die Basis hinabreichen. Damit gelangt aber der Prozeß nicht zum Stillstand, denn am Tag darauf sind diese Reaktionen fast alle verschwunden, und an ihre Stelle sind solche getreten, die der basalen Reizung entsprechen. Die gegensinnige Reizung verschiedener Flanken der Koleoptile verursacht also ein eigenartiges Pendeln nach beiden Seiten, das wohl mit dem Auf- und Abklingen der verschiedenen Erregungen im Zusammenhang steht.

3. Gramineen des *Panicum*-Typus.

Die Vertreter des *Panicum*-Typus zeigen nicht durchweg ein gleichmäßiges Verhalten. Wir beginnen zunächst mit *Panicum* selbst. Wird hier die Koleoptilspitze allein gereizt, dann ist die Krümmung an der Wundstelle meist sehr unbedeutend, während eine sehr ausgeprägte Krümmung in der Hypokotylspitze erscheint (Fig. 30). Schließlich ist die Mehrzahl der Keimlinge total gekrümmt. Dasselbe ist aber auch dann der Fall, wenn die Hypokotylbasis gereizt wird; auch hier erreicht die Reaktion in der Hypokotylspitze ihr stärkstes Ausmaß und klingt nach der Wundstelle hin langsam aus (Tab. XXXI). Wird nun gleichzeitig auf der einen Seite die Koleoptilspitze, auf der anderen die Hypokotylbasis gereizt, dann ist der Erfolg zunächst so, als ob bloß die letzte Reizung stattgefunden hätte, und zwar treten auch hier die Reaktionen in der Hypokotylspitze zutage. Nach 2 Stunden sind neun Reaktionen im Sinne der basalen Verletzung vorhanden, denen nur zwei entgegengesetzte gegenüberstehen; davon ist die eine lokal, die andere liegt ebenfalls in der Spitze des Hypokotyls. Wäre jetzt die Versuchsserie abgebrochen worden, dann hätte es geschienen, als ob der Spitzenreiz durch den basalen fast vollständig unterdrückt wurde. Daß dem aber nicht so ist, lehrt der weitere Verlauf. Denn nach 4 Stunden sind von den 9 Reaktionen

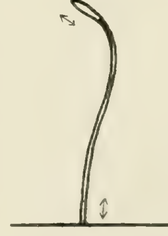


Fig. 47.
Panicum.
Auf opponierten Flanken mit Höllenstein betupft.

sechs zurückgegangen, an ihre Stelle sind zwei S-Krümmungen (Fig. 47) und drei weitere entgegengesetzte Hypokotylkrümmungen getreten, die sich nach 24 Stunden noch um zwei vermehren, während zu dieser Zeit nur noch eine lokale Reaktion in der Hypokotylbasis vorhanden ist. Diese Krümmungen im Sinne des Spitzenreizes vollziehen sich meist an solchen Keimlingen, die vorher einen Ausschlag nach der entgegengesetzten Richtung gegeben hatten. Die Verhältnisse liegen also wohl so, daß die Hypokotylbasis

Tabelle XXXI. Gegensinnige Reizung beim *Panicum-Sorghum* ca. 2,5 cm, *Phalaris* ca. 3 cm

Es bedeutet: arab. Ziff. = Krümmung ± lokal, röm. Ziff. = Krümmung total;
arab. Ziff.′ = Krümmung in der Hypokotylspitze (bloß bei Reizung der Koleoptile oder Hypokotylbasis);
arab. Ziff.″ = Krümmung bei Hypokotylreizung in der Koleoptile (bloß bei *Zea* und *Phalaris*);

Versuchspflanze	Art der Reizung	Zahl der Individuen	Reaktions-	
			1 h	2 h
Panicum miliaceum	Ksp. : Hb.	17	6′ —, 1 +	9′ —, 1′ +, 1 +
	Ksp.	15	V, 1	VII, 1
	Hb.	22	VIII, 4′	VIII, 1, 5′
Sorghum vulgare	Ksp. : Hb.	22	V —, 10′ — 3′ +, 2 S	V —, 7′ — 6′ +, 2 S
	Ksp.	20	V, 6, 1′	XVII, 4, 1′
	Hb.	20	I, 10′	IV, 11′
Sorghum saccharatum	Ksp. : Hb.	17	II —, 3 — 2′ +, 1 S	III —, 5 — 4′ +, 2 S
	K.	14	1, 2′	I, 3′ 1
	Ksp. : Hsp.	16	9 —	II —, 13
	Hsp.	18	IV, 11	III, 12
Phalaris canariensis	Ksp. : Hb.	18	VI —, 2 — 2 +	VI —, 5 — 3 +
	Ksp.	8	V, 1	II, 3
	Hb.	10	V, 2, 1″	IV, 2, 1″
Zea Mays	Ksp. : Hsp.	18	5 —, 2 +	4 —, I +, 6 +
	Ksp.	16	4	VI, 1
	Hsp.	21	1	3,2″

etwas stärker sensibel ist, als die Koleoptilspitze. Infolgedessen entsteht erst eine Krümmung in diesem Sinne und zwar in der Hypokotylspitze, wohin die Erregung geleitet wird. In demselben Maß, als nun die Krümmung zum Austrag kommt, klingt die Erregung ab, und nun beginnt der Spitzenreiz, der bis dahin durch die gegensinnige Erregung zurückgehalten war, mit merklicher Verspätung in Wirksamkeit zu treten. Die der schwächeren Erregung entsprechende Reaktion wurde nicht ausgelöscht, sondern nur zurückgehalten.

Typus (je 5mal mit Höllenstein betupft). *Panicum* ca. 2 cm, und *Zea* 4 cm hoch, dunkel.

ferner bei doppelseitiger Reizung:

+ = Krümmung im Sinne des Spitzenreizes;
— = „ „ „ „ basalen Reizes;
S = S-Krümmung im Sinne des doppelseitigen Reizes.

bild nach

3 h	4 h	9 h	24 h
—	3′ —, 4′ +, 2 S	—	1 —, 6′ +, 2 S
VII, 1, 1′	IX, 2	—	—
VIII, 1, 5′	VI, 2, 2′	—	—
V —, 5′ —, 3 — 1′ +, 2 S	VI —, 6′ —, 4 — 1′ +, 1 S	—	—
XI, 2, 1′	—	—	—
IV, 13′	—	—	—
VIII —, 4 — 3′ +, 1 S	VI —, 3 — 4′ +, 2 S	X —, 1 — 2′ +, 1 S	VII —, 3 — 2′ —, I +
4′	2′	—	2, 1′
I —, 14 —	—	15 —	15 —
III, 13	II, 12	—	17
VI —, 5 — 3 +	I —, 1 —, II + 7 +, 3 S	III —, 5 — 5 +, 1 S	8 —, II + 2 +, 1 S
II, 3	5	3	II, 1
III, 3	3, 2″	4, 1″	9
—	4 —, II +, 6 +	4 —, II +, 1 +	—
X	IX	V	—
8	11	11	—

Ähnlich liegen im Prinzip die Verhältnisse bei *Sorghum vulgare* und *S. saccharatum*, nur daß hier das Übergewicht mehr nach der Seite der basalen Reizung verschoben ist. Dies gibt sich an zwei Umständen zu erkennen. Erstlich dominieren die Krümmungen im Sinne der Hypokotylbasis numerisch stärker über die der Koleoptilspitze entsprechenden (17 : 8 und 12 : 6 gegen 9 : 8)[1], zweitens aber folgt auf die Phase der im Sinne der Koleoptilreizung verlaufenden Reaktionen nochmals ein Umschlag nach der ersten Krümmungsrichtung. So ist bei *Sorghum vulgare* das Verhältnis der Krümmungen im Sinne der Basis zu denen im Sinne der Spitze nach 1 Stunde 17 : 5, nach 2 Stunden 14 : 8 (Phase der Spitzenreaktionen), nach 4 Stunden wieder 17 : 2[1]). Einen Zeitpunkt, wo die Spitzenreaktionen absolut in der Überzahl sind, gibt es hier

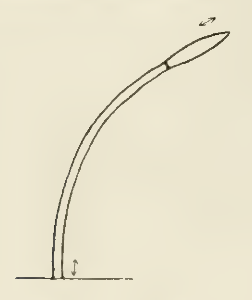


Fig. 48. *Sorghum.* Auf opponierten Flanken mit Höllenstein betupft.

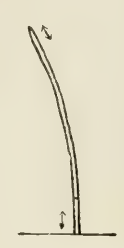


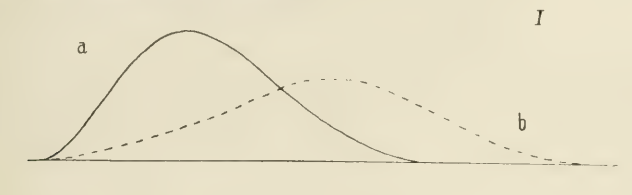
Fig. 49. *Phalaris.* Auf opponierten Flanken mit Höllenstein betupft.

überhaupt nicht. Wie bei *Panicum*, so erfolgen auch hier die Krümmungen, gleichgültig, welche Richtung sie einschlagen, hauptsächlich in der Hypokotylspitze (Fig. 48).

Phalaris und *Zea* stehen etwa in der Mitte zwischen *Panicum* und *Sorghum.* Auch hier treten die Reaktionen im Sinne der Basis zuerst in die Erscheinung, und erst hernach verschiebt sich das Verhältnis. Indes werden bei *Phalaris* auch bei Reizung des Hypokotyls die Krümmungen hauptsächlich von der Koleoptile, die ja hier wie bei *Zea* noch stark ausgebildet ist und kräftig wächst, vollzogen (Fig. 49). Bei *Zea* bleiben die Reaktionen wohl infolge gegenseitiger Dämpfung ziemlich lokal, während sich bei *Phalaris* im wesentlichen bloß die basalen Reizerfolge in stärkerem Maße verbreiten.

1) S-Krümmungen doppelt gezählt.

Der Anschaulichkeit halber ist das Verhältnis der basalen zu den Spitzenreaktionen in Tab. XXXII nochmals in einfacher Form wiedergegeben. Hier treten die Gegensätze zwischen *Panicum* und *Sorghum* noch deutlicher zutage. Um sie verständlich zu machen, könnte man annehmen, daß bei *Panicum* die der basalen Reizung entsprechende Erregung zwar anfänglich über die gegensinnige der Spitze dominiert, aber rascher ausklingt, während sie bei *Sorghum* solange anhält, daß sie die Spitzenerregung überdauert und so einen nochmaligen Krümmungsumschlag veranlaßt. Fig. 50 soll diese Deutung zur Darstellung bringen.



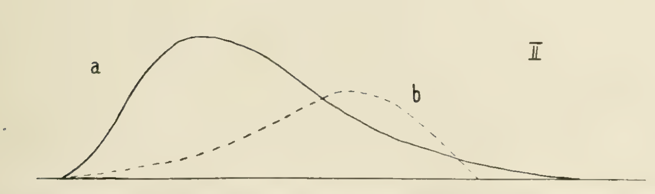


Fig. 50. Schematische Darstellung des Erregungsverlaufs bei gegensinniger Reizung von Koleoptilspitze und Hypokotylbasis; *a* = Erregung des Hypokotyls, *b* = der Koleoptile. I *Panicum.* — II *Sorghum.*

Tabelle XXXII. Verhältnis der basalen Reaktionen zu den Spitzenreaktionen bei gegensinniger Reizung; vereinfacht dargestellt nach Tab. XXXI; S-Krümmungen doppelt gezählt.

Versuchspflanze	Zahl der Individuen	1 h	2 h	3 h	4 h	9 h	24 h
Panicum miliaceum . . .	17	6 : 1	9 : 2	—	5 : 6	—	3 : 8
Sorghum vulgare . . .	22	17 : 5	14 : 8	15 : 3	17 : 2		—
Sorghum saccharatum . .	17	6 : 3	10 : 6	13 : 4	11 : 6	12 : 3	12 : 1
Phalaris canariensis . .	18	8 : 2	11 : 3	11 : 3	5 : 12	9 : 6	9 : 5
Zea Mays	18	5 : 2	4 : 7	—	4 : 8	4 : 3	

Aus der Tatsache, daß bei *Sorghum* ein auf die Koleoptilspitze ausgeübter einseitiger Reiz durch einen gleichstarken aber gegengerichteten der Hypokotylbasis in hohem Maße unterdrückt werden kann, läßt sich der Schluß ableiten, daß dies in erhöhtem Maße der Fall sein muß, wenn der konträre Reiz auf die hochempfindliche Hypokotylspitze wirkt. Daß dies tatsächlich zutrifft, lehrte ein Versuch mit *Sorghum saccharatum* (Tab. XXXI). Es trat während der ganzen Beobachtungsdauer nicht eine Reaktion im Sinne der Koleoptilspitze auf. Dieser Versuch legt die Frage nahe, wie die Hypokotylspitze sich bei direkter Reizung verhält, wenn sowohl die Koleoptilspitze als auch die Hypokotylbasis gegensinnig gereizt werden. Ein solches Experiment wurde mit *Sorghum vulgare* angestellt (Tab. XXXIII). In den Anfangsphasen folgen die meisten Keimlinge bloß dem Reiz in der Hypokotylspitze (*a* in Fig. 51); nur bei 4 Individuen ist gleichzeitig eine entgegen-

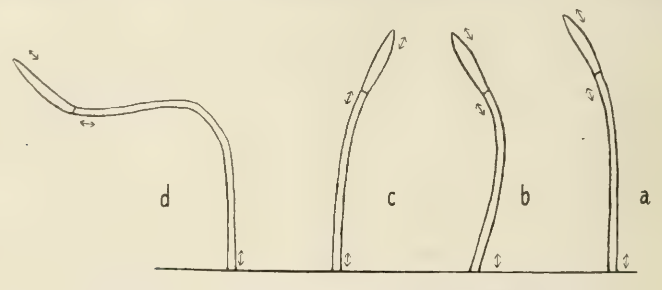


Fig. 51. *Sorghum.* Auf opponierten Flanken mit Höllenstein betupft.

gesetzte Krümmungstendenz in der Hypokotylbasis angedeutet (*b* in Fig. 51), während 2 Keimlinge sich sofort und zwar mit der Koleoptilspitze im Sinne der doppelt gereizten Flanke krümmen. Hier hat also die von beiden Seiten zugeleitete Erregung die direkte Reizung überwunden. Im weiteren Verlauf mehren sich solche Fälle, es finden Umschläge statt, und nach 3 Stunden halten sich die im einen und anderen Sinn gekrümmten Keimlinge das Gleichgewicht. In beiden Fällen liegt aber der Hauptkrümmungsanteil in der Hypokotylspitze, also auch dann, wenn der Reiz erst zugeleitet wurde. Einen solchen Fall stellt *c* in Fig. 51 dar; dieser Keimling hatte zuvor entgegengesetzt reagiert. Wie aber aus der Tabelle zu ersehen ist, vermag in manchen Fällen die doppelte gegensinnige Reizung den lokalen Reiz der Hypokotylspitze nicht zu überwinden und bei solchen Keimlingen kann die Krümmung nach der einfach gereizten Flanke 90° erreichen (*d* in Fig. 51).

Ähnliche Versuche wurden mit *Phalaris canariensis* angestellt; jedoch wurde hier die eine Flanke in der Mitte der Koleoptile, die andere in der Koleoptilspitze und Hypokotylspitze gereizt. Hier haben von Anfang bis Schluß die Reaktionen, welche dem doppelten Reize folgen, das Übergewicht, und bloß zwischen der 4. und 9. Stunde macht sich eine leichte entgegengesetzte Krümmungsphase geltend (Tab. XXXIII). Den stärksten Anteil am Krümmungsbild erlangt der Reiz des Hypokotyls, und im Verein mit dem gleichsinnigen Spitzenreiz wirkt er dahin, daß in vielen Fällen die Krümmung anfangs total ist, als ob gar keine konträre Erregung bestünde. Der Umschlag im Sinne der Reizung der Koleoptilmitte macht sich erst dann geltend, wenn in dem Kontrollexperiment mit alleiniger Reizung der Koleoptilmitte die Bewegung schon ausklingt. Der Krümmungsprozeß nach dieser Flanke ist also um 3 Stunden verschoben worden.

Tabelle XXXIII.

(*Panicum*-Typus, die eine Flanke hoch und tief, die andere in der Mitte gereizt [5mal Höllenstein, dunkel].)

Es bedeutet: arab. Ziffer = Krümmung lokal, röm. Ziffer = Krümmung total; ferner bei doppelseitiger Reizung:

+ = Krümmung nach der doppelt gereizten Flanke,

— = „ „ „ einfach „ „ ,

arab. Ziffer ′ = Krümmung in der Hypokotylspitze (bloß bei Reizung an anderem Ort),

arab. Ziffer unterstrichen = lokale Krümmung im Sinne des basalen Reizes,

S = S-Krümmung im Sinne der beiden basalen Reize,

Ksp. = Koleoptilspitze, Km. = Mitte der Koleoptile, Hsp. = Hypokotylspitze, Hb. = Hypokotylbasis.

Versuchs-pflanze	Art der Reizung	Zahl der Individuen	Reaktionsbild nach:					
			1 h	2 h	3 h	4 h	9 h	24 h
Sorghum vulgare	Ksp. + Hb. : Hsp.	24	I —, 15 — $2'+$, 4 S	I —, 12 — IV +, $\underline{1+}$ $1'+$, 1 S	9 —, IX + 1 S			
	Hsp.	9	III, 5	III, 5	III, 5	I, 5		
Phalaris canariensis	Ksp. + Hsp. : Km.	20	IV +, $\underline{4+}$ 1 —	IV +, $\underline{3+}$ 1 —	VI +, $\underline{1+}$ 1 —	I +, $\underline{5+}$ II —, 3 —	III +, $\underline{7+}$ 3 —, 1 S	$\underline{12+}$ 3 —, 1 S
	Km.	8	V, 2	VI, 1	IV, 1	3	3	3

Kap. IX. Einfluß der Narkose auf die Wundkrümmung.

Den Einfluß der Narkose auf die traumatotropischen Reaktionen der Wurzeln hat schon Günther untersucht. Er ist dabei zu folgenden Ergebnissen gelangt: Bei schwacher Äthernarkose wird die Reaktion geschwächt, bei stärkerer meist vollkommen unterdrückt. Nach der Entfernung aus der Ätheratmosphäre wird die Krümmung nachträglich ausgeführt, jedoch mit sehr starker Verspätung (13).

Die Frage, ob die Hemmung der Krümmung auf mangelnde Reaktionsfähigkeit oder Perzeptionsfähigkeit zurückzuführen ist, wird bei Günther nicht diskutiert. Wichtig aber ist die Feststellung, daß das Wachstum im Äther — wenngleich auch geschwächt — fortdauert, eine Tatsache, die sich auch bei der Koleoptile der Gramineen bestätigt hat. Dies legt nämlich die Vermutung nahe, daß durch die Narkose hauptsächlich die Sensibilität betroffen wird. Eingehendere Versuche sollten darüber eine Entscheidung bringen.

Die Experimente fanden im Dunkelzimmer statt. Die Keimlinge wurden zur Ätherisierung unter eine ca. 5 l fassende Glasglocke gebracht, die unten abgeschliffen war und mit der nötigen Abdichtung auf eine ebenfalls geschliffene Glasplatte aufgesetzt wurde. Die Glocke wurde zuvor mit Äther ausgeschwenkt, und in den Ätherraum wurde eine flache Glasschale mit ca. 25 ccm konzentrierter Ätherlösung gebracht.

Die Versuche, die alle mit Gramineen ausgeführt wurden, zerfallen in zwei Kategorien. Bei der einen wurden die Keimlinge erst durch einen Querschnitt verletzt und dann sofort unter die Glocke gebracht, so daß man annehmen konnte, daß die Narkose schon eingetreten war, ehe die Reaktion einsetzte. Bei der zweiten Kategorie wurden die Versuchspflanzen erst 1—2 Stunden in die Ätheratmosphäre gestellt, dann in derselben Weise verletzt und weitere 3 Stunden unter der Glocke belassen. Hier befanden sich die Keimlinge schon zur Zeit der Reizung in Narkose.

1. Gereizt und dann narkotisiert.

Die Versuche wurden mit *Avena, Hordeum* und *Triticum* angestellt. Über ihren Ausfall gibt Tab. XXXIV Rechenschaft. Vergleicht man die hier gefundenen Daten mit den entsprechenden

Experimenten in normaler Luft (Tab. VI), so ergibt sich folgendes: Statt der 100 % Krümmungen erscheinen bei *Avena* und *Triticum* nur 31 % bezw. 13 %. Es ist also in diesen beiden Fällen die Reaktionsfähigkeit ganz wesentlich herabgesetzt. Bringt man die Keimlinge nach 3 Stunden in normale Luft, dann wird zwar die Zahl der Krümmungen nachträglich verdoppelt, aber die normale Reaktionsziffer wird auch dann nicht erreicht. Zu diesen verspäteten Reaktionen, die indes, weil ja die Wunde weiter besteht, nicht ohne weiteres als Nachwirkungserscheinungen bezeichnet werden können, ist zu bemerken, daß unter normalen Verhältnissen schon nach 2 Stunden alle Individuen reagiert hatten und bald darauf der allmähliche Ausgleich einsetzte. Wir begegnen hier also derselben Verzögerung, die auch Günther feststellen konnte. Dabei ist aber zu berücksichtigen, daß durch die Äthernarkose gleichzeitig das Wachstum gehemmt wird.

Ein ganz anderes Bild liefert *Hordeum*. Hier reagieren in der Narkose nicht weniger als 89 %, von einer Dämpfung ist also nicht das mindeste zu sehen. Ja, man könnte sogar bei einem Vergleich mit Tab. VI eher das Gegenteil annehmen; dazu ist aber zu bemerken, daß in den Versuchen mit Äthernarkose die Kerbe etwas tiefer und nahe der maximalen Wachstumsregion lag.

Tabelle XXXIV. (Kerbe [hoch], dann Äthernarkose.)

Versuchspflanze	Zahl der Individuen	Es haben in der Narkose reagiert nach:			Verspätete Krümmungen nach Verbringung in Luft
		1 h	2 h	3 h	
Avena sativa	29	5	8	9	9
Triticum vulgare . . .	16	2	2	2	3
Hordeum vulgare . .	28	7	—	25	2

2. Zuerst narkotisiert, dann gereizt.

Die soeben geschilderten Versuche haben gezeigt, daß in der Narkose das Reaktionsvermögen — wenngleich mitunter mit starker Dämpfung — erhalten bleibt. Weitere Experimente sollten darüber Aufschluß geben, ob das auch für das Perzeptionsvermögen gilt. Zu dem Zwecke wurden die Gramineenkeimlinge erst 2 Stunden unter die Glocke gebracht, dann in derselben Weise verletzt und wiederum in die Ätheratmosphäre zurückversetzt (Tab. XXXV).

Alle Versuche zeigen eine gute Übereinstimmung. Von den über 150 Individuen, die in dieser Weise behandelt wurden, gab nur eines innerhalb der nächsten 2 Stunden im Ätherraum eine sichere Reaktion. Man könnte einwenden, daß in diesen Experimenten die Keimlinge durch den langen Aufenthalt in der Narkose vielleicht zu sehr geschädigt worden wären, und tatsächlich starben in dem Versuche mit *Avena* in der Folge einzelne Keimlinge ab. Daß dies aber sicher nicht allgemein zutrifft, zeigt die Tatsache, daß beim Zurückversetzen in normale Luft alle drei Arten sehr zahlreiche traumatotropische Reaktionen lieferten, besonders *Hordeum*, das sich ja auch in den früheren Versuchen als sehr wenig empfindlich erwiesen hat. Diese neu einsetzenden Reaktionen sind eine Folge davon, daß nun nachträglich beim Erlöschen der Narkose der Reiz perzipiert wird. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die verspäteten Reaktionen bis auf zwei Ausnahmen ausblieben, wenn die Koleoptilspitze beim Rückversetzen in freie Luft samt der Wunde entfernt wird (Tab. XXXV, 3. und 5. Zeile). Man könnte dagegen einwenden, daß dieser Dekapitationsversuch auch in gewöhnlicher Atmosphäre nur zu wenigen Reaktionen führt, dabei ist aber zu berücksichtigen, daß in den Experimenten, die der Tab. XVI zugrunde lagen, die Dekapitation wenige Minuten auf die Verwundung folgte. Wäre in unserem Falle der Reiz in der Narkose perzipiert worden, dann hätte die Erregung Zeit gehabt, in den 5 Stunden, die dem Abschneiden vorhergehen, in tiefere Regionen herabgeleitet zu werden. Daß aber ein solcher Perzeptionsakt in Wirklichkeit ausbleibt, geht ja schon aus der Tatsache hervor, daß die Keimlinge in der Ätheratmosphäre trotz ihrer nachgewiesenermaßen vorhandenen Reaktionsfähigkeit gerade bleiben.

Tabelle XXXV. (2^h in Äther, dann Kerbe [hoch].)

Versuchspflanze	Zahl der Individuen	Es haben in der Narkose reagiert nach:			Verspätete Krümmungen nach Verbringung in Luft
		1^h	2^h	3^h	
Avena sativa	40	0	0	0	10
Triticum vulgare . . .	31	0	0	0	10
" " . . .	25	0	0	0	(dekapitiert) 2
Hordeum vulgare . .	38	0	0	0	26
" " . .	35	1	1	1	(dekapitiert) 0

Wir können demnach aus unseren Experimenten die Folgerung ableiten, daß die Narkose in den angewendeten Dosen nur das Perzeptionsvermögen, nicht aber das Reaktionsvermögen auslöscht. Damit haben wir aber wieder einen wichtigen Anhaltspunkt für die Beurteilung der Wundkrümmungen gewonnen.

Von neuem offenbart sich uns der Prozeß als ein typischer Reizvorgang. Wären die Reaktionen rein mechanisch durch Wachstumshemmung zu erklären, dann müßten sie ja auch, da das Wachstum fortdauert, in der Narkose stattfinden.

Kap. X. Leitungsbahnen.

Schon Pollock (35) hat bei Wurzeln Experimente darüber angestellt, ob die Leitung des Wundreizes über den ganzen Stengelquerschnitt erfolgen muß oder ob auch kleinere Gewebebrücken dafür ausreichen. Er übte auf die Wurzelspitze in üblicher Weise einen traumatischen Reiz aus, nachdem zuvor die vollständige Verbindung mit der Reaktionszone durch verschiedenartige Einschnitte, die bald in die Rindenregion, bald in den Zentralzylinder verlegt wurden, unterbrochen worden war. Er gelangte zu dem Ergebnis, daß die Reizleitung in der Wurzelrinde erfolgt, und daß sie ebensowohl in der gereizten als auch in der gegenüberliegenden Flanke, ferner in der Quer- und der Längsrichtung stattfinden kann. Später stellte Fitting (9) ähnliche Versuche mit demselben Objekt *(Vicia Faba)* und anderen Arten *(Phaseolus multiflorus, Lupinus albus)* an. Er drückt sich mit viel mehr Vorsicht aus als Pollock, hält es aber nach dem Ausfall seiner Experimente für wahrscheinlich, daß die Reizleitung weder durch einen auf der Wundflanke noch durch einen dieser gegenüberliegenden Einschnitt aufgehalten wird. Werden dagegen oberhalb der angesenkten Wurzelspitze von beiden Seiten Einschnitte gemacht, so daß ein direkter Leitungsweg unmöglich ist, dann bleiben die Wurzeln oberhalb der Kerben entweder überhaupt gerade *(Phaseolus, Lupinus)* oder die Krümmungen bleiben ganz vereinzelt.

Die Übertragung dieser Versuche auf Keimstengel und Koleoptilen stößt auf die Schwierigkeit, daß diese Organe auf ganze Erstreckung in höherem Maße traumatisch empfindlich sind, während bei den Wurzeln die Sensibilität wenige Millimeter oberhalb der Spitze völlig erlischt oder auf einen minimalen Betrag herabsinkt. Einseitige Einschnitte, die eine Unterbrechung herbeiführen sollen,

lösen daher selbst schon eine Reaktion aus, und wenn eine solche bei doppelseitigen Kerben auch ausbleibt, so ist doch anzunehmen, daß der Stengel in einen Reizzustand versetzt wird, der einen neu hinzukommenden Reiz in entsprechender Weise abschwächt. Diese Schwierigkeiten wurden dadurch umgangen, daß ich nach Eingriffen, die lediglich die Unterbrechung der Leitungsbahnen bezweckten, längere Zeit zuwartete und dann erst die einseitige traumatische Verletzung, deren Leitung über die Schnittstelle beobachtet werden sollte, hinzufügte. In der Zwischenzeit hatten sich die bei einseitigen Kerben zutage getretenen Krümmungen vielfach ausgeglichen, und somit war es auch wahrscheinlich, daß bei doppelseitigen Einschnitten die Erregung abgeklungen war. Trotzdem waren negative Befunde nur mit Vorsicht entgegenzunehmen, besonders im letzteren Fall, und es empfahl sich auch, den späteren Reiz sehr stark zu wählen, also etwa mehrere Kerben zu machen oder vielfach mit Höllenstein zu betupfen.

1. Leitung über einseitige Einschnitte.

Zunächst wurde untersucht, ob der Wundreiz über einseitige Einschnitte hinweggeleitet werden kann. Die Kerben waren so tief, daß sie mindestens die Hälfte des Querschnittes durchtrennten. Sie lagen ca. 1 cm unter der Spitze[1]). Der sekundäre Reiz, der nach dem Ausklingen der ersten Wundkrümmung ausgeübt wurde, wurde z. T. unter, z. T. über den Einschnitt verlegt, so daß der etwa eintretende Reizleitungsvorgang über die Wundstelle entweder die basipetale oder die akropetale Richtung einschlagen mußte. In einer ersten Serie von Versuchen lagen Einschnitt und spätere Wunde auf derselben Flanke (Tab. XXXVI). Als Material dienten ausschließlich Gramineen. Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, wurde in allen Experimenten wenigstens bei einem Teil der Individuen ein positives Ergebnis erzielt. Dies gilt sowohl von Schnitt als auch von Ätzwunden. Interessant ist das Ergebnis von sekundärer basaler Reizung bei *Triticum*. Hier



Fig. 52. *Triticum.* An der Spitze mit Höllenstein betupft, Leitung über Quereinschnitt.

1) Nur in zwei Experimenten mit nachträglicher basaler Verletzung lagen sie etwas tiefer.

erscheinen nämlich die Reaktionen der Mehrzahl nach über dem Einschnitt. Hinzugefügt muß noch werden, daß sich meist sowohl in der Zahl der Reaktionen als auch in ihrem Ausmaß eine deutliche Dämpfung erkennen läßt (Fig. 52). Zu einem ähnlichen Ergebnis führten die Experimente, bei denen Einschnitt und nachträgliche Verwundung auf entgegengesetzten Seiten lagen (Tab. XXXVII). Der scheinbar geringere Erfolg bei *Avena* und *Hordeum* beruht wohl darauf, daß hier Material verwendet wurde, das seine erste der zweiten Reizung entgegengerichtete Krümmung noch nicht ausgeglichen hatte. Infolgedessen kam es mutmaßlich zu einem Gegeneinanderarbeiten der beiden noch gleichzeitig bestehenden Krümmungstendenzen.

Tabelle XXXVI.

(Einschnitt und Wunde auf derselben Flanke, dunkel.)

Es bedeutet: röm. Ziffer = Krümmung total,
arab. „ = „ ± lokal,
„ „ mit Strich = Krümmung jenseits des Einschnittes.

Versuchspflanze	Art der Verwundung	Individuen	Reaktionen
Avena sativa	Kerben über dem Einschnitt	8	V, 2
Secale cereale	„ „ „ „	14	III
Hordeum vulgare . .	Ätzwunde „ „ „	5	III
Triticum vulgare . . .	„ „ „ „	19	II, 8
„ „ . . .	Kerben unter „ „	24	I, 6′, 1

Tabelle XXXVII. (Einschnitt und Wunde auf entgegengesetzten Flanken, dunkel.)

Bedeutung der Zahlen dieselbe wie in Tab. XXXVI.

Versuchspflanze	Art der Verwundung	Individuen	Reaktionen
Avena sativa	Kerben über dem Einschnitt	22	I, 4
Hordeum vulgare . .	Ätzwunde „ „ „	21	I, 4
Triticum vulgare . . .	„ „ „ „	10	III, 2
„ „ . . .	Kerben unter „ „	19	III, 1′, 4

2. Leitung über doppelseitige Einschnitte.

Nachdem in den geschilderten Experimenten der Beweis erbracht war, daß einseitige Einschnitte, gleichgültig welche Orientierung sie zur Wunde haben, ein Übergreifen der traumatotropischen

Reaktion nicht aufzuhalten vermögen, ergab sich naturgemäß die weitere Frage, ob dicht beieinander liegende, sich z. T. überdeckende, beiderseitige Einschnitte dem Fortschreiten der Reizleitung Einhalt zu gebieten vermögen. Wie schon erwähnt, gelangte **Fitting** bei entsprechenden Versuchen mit Wurzeln zu keinem sicheren Resultate.

Um die Erregung, die durch die doppelseitigen Einschnitte zweifellos hervorgerufen wird, einigermaßen abklingen zu lassen, wurde die nachträglich hinzugefügte einseitige Wunde erst nach 2—3 Stunden beigebracht. Die Versuche erstreckten sich wiederum auf Gramineen; die doppelseitigen Einschnitte lagen ca. 1 cm unter der Spitze, die sekundäre Verwundung wurde unmittelbar unter der Koleoptilspitze vorgenommen. Die Experimente, die in Tab. XXXVIII zusammengestellt sind, waren alle von Erfolg gekrönt. Zwar war in manchen Fällen die Zahl der Reaktionen — nicht nur der über den Doppeleinschnitt geleiteten, sondern auch der lokalen! — sehr gering, hier liegt aber wohl nur eine Dämpfung durch die noch nicht ganz entschlummerte Erregung des starken vorhergehenden Eingriffs vor. Um so mehr fallen die Serien mit zahlreichen totalen Krümmungen (*Triticum*, Kerbe; *Avena*, Höllenstein) ins Gewicht.

Tabelle XXXVIII. (Doppelseitige Einschnitte, dunkel.)

Bedeutung der Zahlen wie in Tab. XXXVI.

Versuchspflanze	Art der Verwundung	Individuen	Reaktionen
Avena sativa	Kerbe über dem Doppeleinschnitt	30	IV, 4
„ „	Ätzwunde „ „ „	36	IX, 5
Hordeum vulgare . .	Kerbe „ „ „	48	II, 4
„ „ . .	Ätzwunde „ „ „	26	IV, 1
Triticum vulgare . . .	Kerbe „ „ „	26	X, 5
„ „	Ätzwunde „ „ „	23	I, 3

3. Versuche mit Glimmereinlage.

Die bisher angeführten Experimente zeigen aufs deutlichste, daß weder einseitige, noch doppelseitige, übereinander greifende Einschnitte imstande sind, ein Fortschreiten der Krümmungen zu unterdrücken. Daraus wäre zu folgern, erstlich, daß die Reizleitung nicht den ganzen Stengelquerschnitt beansprucht und zweitens, daß

der Reiz auch um die Ecke geleitet werden kann. Dies sind dieselben Schlüsse, die auch Fitting für den Phototropismus der *Avena*-Koleoptile gezogen hat. Wir müssen hier aber noch einem Einwand begegnen, der gegen unsere Folgerungen vorgebracht werden könnte. Wenn bei den Reizleitungsprozessen, wie die neuen Angaben von Paal (31) wahrscheinlich machen, Diffusionsvorgänge eine hervorragende Rolle spielen, dann wäre es möglich, daß durch die Einschnitte die Reizleitungsbedingungen in keiner Weise verändert werden. Eine Diffusion ist ja auch über die Schnittflächen möglich. Fitting hat bei seinen Experimenten diese Deutung ausgeschaltet. Er konnte zeigen, daß das Reaktionsbild in keiner Weise verändert wird, wenn in die Einschnitte Stanniolblättchen gelegt werden. Nach dieser Richtung bedürfen unsere Versuche also noch einer Ergänzung. Es mag allerdings bemerkt werden, daß sich schon in den obigen Experimenten Anhaltspunkte zeigten, die gegen den gestellten Einwand sprechen. Es ist dies die Beobachtung, daß in manchen Fällen die Krümmung über die Doppelkerbe geleitet wurde, auch wenn die Schnittwunden eingetrocknet waren und etwas klafften, so daß eine Diffusion ausgeschlossen war.

Als Einlage in die Einschnitte wählte ich Glimmerblättchen. Dabei ergab sich freilich bei den Gramineen sofort ein Übelstand. Während der langen Versuchszeit wurden die starren Glimmerblättchen durch das ungleiche Wachstum der Koleoptile und des darin eingeschlossenen Primärblattes fast durchweg herausgeschoben. Deswegen wären hier Versuche mit dem plastischeren Stanniol, das ich erst wegen einer möglichen schädigenden Wirkung vermeiden wollte, nachzutragen.

Keine Schwierigkeit dagegen bereitete die Handhabung bei Dikotylenkeimlingen, die indes in anderer Hinsicht lange kein so günstiges Versuchsmaterial darstellen, als die hochempfindlichen, rasch und stark reagierenden Gramineen. So ist denn auch die Mehrzahl der Versuche negativ ausgefallen.

Es wurden wiederum Experimente mit einseitigen und doppelseitigen Einschnitten, die bei *Agrostemma* 1 cm, bei *Silybum* 1,5 cm und *Phaseolus vulgaris* 2 cm unter der Spitze lagen, angestellt. Die Schnitte reichten etwa bis auf $^2/_3$ des Durchmessers. Die Versuche mit einseitigem Einschnitt sind in Tab. XXXIX enthalten. Bei *Phaseolus vulgaris* wurde in keinem Fall ein Übergreifen über die Unterbrechungszone beobachtet. In den Serien, bei denen die spätere Verletzung und der Einschnitt auf derselben

Flanke lagen, erfolgten aber auch keine lokalen Reaktionen. Dies liegt vielleicht daran, daß ich hier, wo ja die beiden Eingriffe einen gleichsinnigen Bewegungsvorgang bedingten, mit dem späteren Wundreiz einen Tag zuwartete, und nur solche Individuen verwundete, bei denen die Krümmung schon vollkommen ausgeglichen war, was hier viel längere Zeit in Anspruch nimmt als bei den Gramineen. In der Zwischenzeit konnte aber das Wachstum nahezu oder vollständig zum Stillstand gekommen sein.

Tabelle XXXIX.

(Einseitiger Einschnitt mit Glimmereinlage, dunkel.)

Bedeutung der Ziffern wie in Tab. XXXVI.

Versuchspflanze	Art der Verwundung	Individuen	Reaktionen
Phaseolus vulgaris . .	Kerben hoch, auf derselben Seite	4	0
" " . .	" tief, " " "	17	0
" " . . .	" hoch, " der andern "	16	10
Silybum Marianum . .	" " , " derselben "	12	II
" " . .	Kotyledo ab, " " "	6	V
" " . .	Kerben hoch, " der andern "	23	3

Tabelle XL.

(Doppelseitiger Einschnitt mit Glimmereinlage.)

Versuchspflanze	Art der Verwundung	Individuen	Reaktionen
Agrostemma Githago .	Kerben über dem Doppeleinschnitt	8	0
Silybum Marianum . .	" " " "	24	0
" " . .	Ätzwunde " " "	22	0
Phaseolus vulgaris . .	Kerben " " "	18	0
" " . .	Ätzwunde " " "	12	0
" " . .	Kerben unter " "	30	2′ (?)

Erfolgreich waren dagegen zwei Experimente mit *Silybum*. Dies gilt besonders von der Serie, bei der, nachdem die durch den Einschnitt hervorgerufene Krümmung gänzlich zurückgegangen war, ein Kotyledo auf derselben Flanke abgeschnitten wurde. Bei 5 Individuen von 6 erfolgte nun eine erneute, sehr ausgeprägte Krümmung, die allenthalben bis an die Hypokotylbasis herabreichte (Fig. 53). Hier kann also zweifellos der Reiz auf die entgegengesetzte Flanke geleitet werden. Dieser Versuch ist aber auch

noch in weiterer Hinsicht von Bedeutung; denn er zeigt, daß die Amputation eines Kotyledo nicht etwa deshalb eine Krümmung nach sich zieht, weil nunmehr der Wundflanke Reservestoffe entzogen werden. Denn in diesem Fall schafft ja das Abschneiden eines Keimblattes keine neuen Bedingungen unterhalb der Querkerbe.

Die Versuche mit Doppeleinschnitten verliefen bis auf zwei schwache, zweifelhafte Reaktionen bei *Phaseolus* völlig ergebnislos. Indes kann dieses Resultat wenigstens bei *Phaseolus* nicht durch die Glimmereinlage bedingt sein. Denn ich habe mich davon überzeugt, daß hier das Resultat dasselbe ist, wenn der Glimmer wegbleibt. Es müssen also bei den Dikotyledonen andere Verhältnisse vorliegen als bei den Gramineen. Besonders auffällig ist, daß in diesen Versuchen, in denen nicht wie in dem oben erwähnten Experiment mit *Phaseolus* die spätere Verletzung erst am folgenden Tage, sondern schon 2—3 Stunden nach der Herstellung des Doppeleinschnitts beigebracht wurde, auch lokale Krümmungen in der Nachbarschaft vollständig unterbleiben. Das könnte einmal dadurch bedingt sein, daß durch die Doppeleinschnitte, die eine geradlinige Stoffwanderung zwischen Spitze und Basis unterbinden, eine $\pm$ vollkommene Unterdrückung des Wachstums herbeigeführt wird. Messungen darüber wurden nicht angestellt, jedoch lehrte der Augenschein, daß derartige Keimlinge im Wachstum hinter unverletzten sehr zurückblieben. Ferner aber könnte die durch den Doppeleinschnitt geschaffene Erregung so stark sein und so langsam ausklingen, daß ein neu hinzukommender Reiz nach 2 Stunden noch keinen traumatotropischen Erfolg durchzusetzen vermag. Wie dem auch sei, jedenfalls ergibt sich, daß Dikotyledonenkeimlinge für unsere Feststellung ungeeignet sind, und es sind daher weitere Experimente mit Gramineen abzuwarten.



Fig. 53. *Silybum.* Kotyledo amputiert; Leitung über Quereinschnitt.

Sicher ist also — um das Wesentliche dieses Kapitels zusammenzufassen — bloß, daß der Reiz über einseitige Einschnitte geleitet werden kann, auch wenn eine Diffusion über die Wundfläche ausgeschlossen ist. Ebenso findet eine Fortpflanzung der Krümmung über solche Doppeleinschnitte statt, die nicht mit Glimmereinlage versehen sind. Dagegen kann eine Reizleitung um die Ecke nur als in hohem Maße wahrscheinlich bezeichnet werden.

Kap. X. Einfluß der Verwundung auf das Wachstum.

Wir sind bisher gar nicht auf die Frage eingegangen, in welcher Weise die traumatotrope Reaktion zustande kommt. Darüber, daß es sich um eine Wachstumskrümmung handelt, dürfte wohl kein Zweifel bestehen. Aber auch hier sind ja mehrere Möglichkeiten vorhanden: das Wachstum der Mittellinie könnte gleichbleiben, zu- oder abnehmen.

Sehen wir einmal zu, was nach dieser Richtung hin Wundkrümmungen bisher geleistet haben. Nachdem eine rein mechanische Deutung der Wurzelkrümmung durch Pfeffer (32, 33) und andere zurückgewiesen worden ist, und sich auch die Theorie von der einseitigen Veränderung der Duktilität (50) keinen Boden zu erwerben vermochte, hat sich auch hier die Ansicht durchgesetzt, daß eine typische Wachstumskrümmung vorliegt. Ob aber das mittlere Wachstum beschleunigt oder verlangsamt wird, darüber fehlen detaillierte Angaben. Günther (13) bemerkt, ohne nähere Daten anzugeben, nur, daß er häufig bei einseitig verletzten Wurzeln eine Hemmung, nie aber eine Förderung des Zuwachses feststellen konnte. Die übrigens einander widersprechenden Angaben über das Wachstum dekapitierter Wurzeln (19, 20, 25, 50) lassen sich nach dieser Richtung nicht verwerten.

Besser unterrichtet sind wir über die traumatotropischen Reaktionen der Ranken. Hier konnte Fitting feststellen, daß genau dieselben Verhältnisse herrschen wie bei den haptotropischen Bewegungen, daß also durch den Eingriff eine ganz erhebliche Beschleunigung des mittleren Zuwachses hervorgerufen wird.

Im folgenden sollen nun einige Erfahrungen über das Wachstum verwundeter Gramineenkeimlinge berichtet werden, doch bemerke ich gleich, daß es sich bloß um eine vorläufige Orientierung handelt. Übrigens hat schon Fitting (9) verschiedene Beobachtungen gemacht, die für uns von Interesse sind. *Avena*-Keimlinge wurden durch die mannigfaltigsten Eingriffe (einseitige und doppelseitige Einschnitte, Längsspalten, Dekapitierung usw.) verletzt und dann wurde nach 7 Stunden der Zuwachs gemessen und mit dem entsprechenden Wert bei intakten Keimlingen verglichen. Er fand, daß in allen Fällen, auch bei der Entfernung eines 1 mm langen Spitzenstückes, nur eine sehr unbedeutende Verlangsamung des Wachstums zu erkennen ist.

Da aber diese Beobachtungen nur Aufschluß geben über den Endzustand nach 7 Stunden, so empfahl es sich, die Keimlinge nach der Verletzung dauernd zu kontrollieren. Dies geschah in folgender Weise: Die Versuchspflanzen wurden im Dunkelzimmer in 50 cm Abstand senkrecht unter einer orangeroten elektrischen Birne aufgestellt. Außerdem wurde hinter den Keimlingen zur Erleichterung der Ablesungen eine phototropisch nahezu wirkungslose dunkelrote Birne angebracht. Diese wurde jedoch bloß während der Ablesung einige Sekunden in Gang gesetzt, so daß eine phototropische Induktion nicht möglich war. Übrigens erfolgte die Verletzung immer senkrecht zu der Ebene, in der eine solche Krümmung hätte eintreten können. Die Ablesungen fanden von 10 zu 10 Minuten mit dem Horizontalmikroskop statt, das auf die Koleoptilspitze eingestellt wurde. Es wurde also bloß der Gesamtzuwachs gemessen. Die Aufstellung der Keimlinge erfolgte eine Stunde vor Beginn des Versuchs, damit sie sich in ihrem Wachstum an die neuen Verhältnisse gewöhnen konnten. Als Versuchsobjekt diente hauptsächlich *Avena*, ferner *Hordeum* und *Triticum*.

Es soll hier nur eine zusammenfassende Darstellung der Versuchsergebnisse gegeben werden. Eine kurze Auswahl der Experimente ist mit fortlaufender Numerierung im Anhang beigefügt. Es wird im Text an entsprechender Stelle auf die Nummern hingewiesen werden.

1. Das Wachstum unverwundeter Keimlinge.

Um zunächst eine Vorstellung von dem normalen Wachstumsverlauf zu erhalten, wurden Messungen mit unverwundeten Keimlingen angestellt. Es sollte ermittelt werden, innerhalb welcher Grenzen der Zuwachs konstant ist. Es zeigte sich, daß bei jungen Keimlingen (1,5—2,5 cm) das Wachstum sehr regelmäßig vollzogen wird (Nr. 1—4). Bei älterem Material dagegen finden ziemlich ausgeprägte Oszillationen statt (Nr. 5).

Erstreckt sich die Beobachtung nicht bloß auf 2 Stunden, sondern über eine längere Zeit, dann läßt sich vielfach eine deutliche Zunahme der Beträge feststellen, die in den angeführten Experimenten (Nr. 6, 7) sogar ca. 50 % erreicht. Das hängt wohl damit zusammen, daß für die Koleoptile eine große Wachstumsperiode besteht, die ein Maximum kurz vor dem Durchbruch des Primärblattes aufweist, also durch eine eingipfelige, stark asym-

metrische Kurve dargestellt werden könnte. Diese Verhältnisse muß man berücksichtigen, wenn man die Nachwirkung bestimmter Reize nach längerer Zeit beurteilen will.

2. Das Wachstum dekapitierter Keimlinge.

Ehe ich mich dem Einfluß einseitiger Verletzung auf das Wachstum zuwandte, sollte zunächst der Erfolg einer allseitig gleichmäßig wirkenden Verletzung festgestellt werden, und zwar wählte ich hierzu die Dekapitation. Allerdings besteht hierbei der Mißstand, daß schon die Entfernung der Spitze unabhängig von der Wunde eine Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit nach sich ziehen kann. Trotzdem stellte ich eine Reihe derartiger Versuche an, weil sie gleichzeitig auf die in Kap. VII geschilderten Reaktionen dekapitierter Keimlinge einiges Licht werfen konnten. Rothert fand, daß dekapitierte *Avena*-Keimlinge nicht mehr phototropisch reagieren, und er bringt diese Erscheinung damit in Zusammenhang, daß das Wachstum zeitweilig vollständig zum Stillstand gelangt sein soll (39a). Im Gegensatz dazu stehen meine Experimente mit haptotropischer (44) und traumatotropischer Reizung solchen Materials: Beim Haptotropismus war von einer Dämpfung nichts wahrzunehmen und auch bei traumatischer Reizung krümmten sich zahlreiche Individuen mit normaler Reaktionszeit. Diese Tatsachen legten die Vermutung nahe, daß das Dekapitieren die Wachstumstätigkeit nicht so stark beeinflussen kann, und dies hat sich bei den Messungen auch bestätigt. Das Abschneiden eines kleinen Spitzenstückes führt nie zu vollständigem Stillstand, sondern bloß zu einer vorübergehenden Hemmung, die von einer vollständigen Rückkehr zum normalen Wachstum begleitet ist (Nr. 8—11). Je größer das entfernte Stück ist, desto stärker ist diese Verzögerung des Wachstums, und ein Ausgleich findet nicht mehr statt; dabei treten häufig auffällige Oszillationen zutage (Nr. 12—14). Entfernt man 2 cm und mehr, dann nimmt die Verlangsamung bis zum vollständigen Stillstand ständig zu (Nr. 15 bis 17). Dabei ist aber zu beachten, daß bei weitgehender Dekapitation dem Eingriff auch die maximale Wachstumszone zum Opfer fällt; es arbeitet also nur noch ein kleiner Teil des Keimlings am Gesamtzuwachs. Wichtig ist ferner, daß selbst der nur noch 1 cm hohe Stumpf eines ursprünglich 5 cm langen Keimlings ein wenn auch geringes Wachstum aufweist. Das besagt, daß die

Wachstumszone bei Gramineenkeimlingen sehr weit hinabreichen muß. Diese Tatsache, die ja auch aus dem Krümmungsbild bei einseitiger Reizung zu schließen ist, wurde durch Tuschemarkierungsversuche vollauf bestätigt.

3. Das Wachstum bei doppelseitigen Einschnitten.

Um den unkontrollierbaren Faktor, der durch die Entfernung der gesamten Spitze in die Beurteilung der reinen Wundwirkung hereingetragen wird, auszuschalten, wurde an Stelle der Dekapitation in weiteren Versuchen die Koleoptile wenig unterhalb (2 mm) der Spitze auf zwei gegenüberliegenden Flanken durch zwei gleichtiefe Einschnitte verletzt. Diese Schnitte waren um ein weniges in vertikaler Richtung gegeneinander verschoben, so daß sie über den halben Durchmesser hinaus geführt werden konnten. Es ergab sich folgendes: Leichte doppelseitige Einschnitte führen entweder keine merkliche Alteration des Wachstums herbei (Nr. 19), oder aber sie verursachen eine vorübergehende Depression (Nr. 20), die jedoch von einer Wachstumsbeschleunigung begleitet sein kann (Nr. 21). Tiefergehende, sich überschneidende Kerben dagegen ziehen eine sehr lange währende oder dauernde Hemmung nach sich, die schon in der ersten Ablesung nach dem Eingriff zutage tritt, indes nie zu völligem Stillstand führt (Nr. 22, 23). Häufig verläuft sie — wie bei der Dekapitation und überhaupt bei Wundreizen — nicht einheitlich, sondern in mehrfachen Oszillationen.

4. Das Wachstum bei doppelseitigen Ätzwunden.

Die Versuche mit doppelseitigen Atzwunden entsprechen im wesentlichen denen mit Doppelkerben. Der Erfolg ist wiederum bei stärkerer und schwächerer Reizung verschieden. 1—2maliges gleichstarkes Betupfen mit Höllenstein an zwei gegenüberliegenden Punkten führt entweder zu keiner merkbaren Änderung des Wachstums (Nr. 24, 28), oder das Wachstum geht erst normal weiter und wird dann beschleunigt (Nr. 25, 29), oder es kann sofort eine solche Steigerung der Geschwindigkeit bemerkbar werden (Nr. 30). Nur selten tritt anfangs eine Hemmung ein, die meist ziemlich rasch ausklingt und von einer nachträglichen Beschleunigung gefolgt sein kann (Nr. 26, 27). Alle diese Verschiedenheiten hängen wohl mit individuellen Differenzen, vielleicht auch mit nicht ganz

gleichmäßiger Dosierung zusammen. Starke Reizung — 10 maliges Betupfen mit Höllenstein — zieht meistens, jedoch keineswegs immer, eine sofort bemerkbare Wachstumsverzögerung nach sich, die aber nur selten längere Zeit anhält (Nr. 31—34); die Hemmung ist geringer als bei Doppelkerben.

Ich möchte ganz kurz darauf hinweisen, daß schon Townsend ähnliche Ergebnisse über die Beeinflussung des Wachstums durch Verwundungen erhalten hat. Er sagt hierüber: „A single irritation produced by cutting or splitting the shoots or roots or removing the leaf-tips of seedlings tends to produce a change in the rate of growth of the injured and of the uninjured parts. If the injury is slight, signs of an acceleration in the rate of growth will be apparent in from six to twenty-four hours and will continue for from one to several days. If the injury ist severe, the acceleration will be preceded by a period of retardation of longer or shorter duration, depending upon the severity of the injury and upon the condition of the plant injured (48).

5. Das Wachstum bei einseitigen Einschnitten.

Die Erfahrungen über die Wirksamkeit doppelseitiger Verletzungen dürfen nicht ohne weiteres auf einseitige Wunden übertragen werden. Denn es wäre ja möglich, daß der Erfolg verschieden ist, wie dies ja von Fitting bei doppelseitiger und einseitiger haptotropischer Reizung von Ranken nachgewiesen worden ist. Deshalb waren weitere Versuche erforderlich. Nun tritt hier allerdings die Schwierigkeit auf, daß bei einseitiger Verletzung Krümmungen entstehen, die meist über den im Gesichtsfeld liegenden Teil des Keimlings hinausgreifen und daher einen genauen Verfolg des Wachstums mit unserer Methode unmöglich machen. Für unsere Zwecke kam es aber bloß darauf an, ob die Reaktion unter Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachstums erfolgt, und darüber war doch in manchen Fällen Sicherheit zu gewinnen. Denn einmal gingen meistens der Krümmung einige Ablesungsintervalle geraden Wachstums voraus, so daß ermittelt werden konnte, ob die Reaktion in eine Phase der Hemmung oder Beschleunigung fällt. Sodann war aber mitunter während der Krümmung selbst der allein gemessene vertikale Zuwachs größer als das mittlere Wachstum vor der Reizung, so daß hier a fortiori auf Steigerung des wirklichen Zuwachses, also auf Beschleunigung ge-

schlossen werden kann. Schließlich konnte aber auch nach erfolgter Wiederaufrichtung der Gesamtzuwachs während der Krümmung berechnet und mit dem normalen Zuwachs verglichen werden. Mit diesen Methoden gelang es festzustellen, daß die traumatotropischen Reaktionen sowohl mit Wachstumsbeschleunigung als auch mit Wachstumshemmung vollzogen werden können. Meist ist jedoch das erste der Fall. Hier müssen folgende Fälle unterschieden werden: entweder fehlt eine auch nur vorübergehende Wachstumshemmung vollständig, und die Reaktion fällt in eine Phase der Beschleunigung (Nr. 15—38), oder es ist ein leichtes Vorstadium der Dämpfung vorhanden, die Krümmung setzt aber erst dann ein, wenn dieses überwunden und die normale Wachstumsgeschwindigkeit meist schon überschritten ist (Nr. 39—41). Nur manchmal — nämlich dann, wenn der Einschnitt eine stärkere Retardation bedingt — vollzieht sich die Krümmung in dieser Phase (Nr. 42—45).

6. Das Wachstum bei einseitigen Ätzwunden.

Die Versuche mit einseitigen Atzwunden stimmen im wesentlichen mit den soeben geschilderten überein. Nur auf einen graduellen Unterschied mag hier hingewiesen werden. Die Krümmungen, die ganz zweifellos mit mittlerer Wachstumsgeschwindigkeit vollzogen werden, dominieren hier erheblich. Von einer Phase der Wachstumshemmung ist vielfach gar nichts zu bemerken. Das Wachstum geht 10—20 Minuten normal weiter, dann findet ein Anstieg statt, und dann erst setzt die Krümmung ein (Nr. 46—49). Und häufig zeigt dann die erste Ablesung nach Einsatz der Reaktion noch einen deutlichen Mehrbetrag gegen den Durchschnitt vor der Reizung. Spätere Ablesungen haben, da die Ablenkung aus der Vertikalen rasch fortschreitet, keinen Wert mehr. Während die Fälle Nr. 46—49 als typisch bezeichnet werden können, stellen Nr. 50—56 Wandlungen des Wachstumsverlaufes dar, die ganz denen bei einseitigen Einschnitten entsprechen. Es können Vorphasen der Wachstumshemmung Platz greifen, die längst ausgeglichen sind, wenn die Reaktion zum Durchbruch kommt (Nr. 50 bis 53), es kann aber auch ausnahmsweise die Krümmung in das Stadium der Verzögerung fallen (Nr. 54—56).

Insgesamt zeigen uns die Versuche mit einseitiger Verletzung, daß die traumatotropischen Reaktionen sowohl mit gesteigertem

als mit verlangsamtem mittleren Wachstum vollzogen werden können. Welche der beiden Möglichkeiten verwirklicht wird, scheint sowohl von der Stärke des Eingriffs als auch von der Empfindlichkeit der Objekte abzuhängen. Tiefgreifendere Verletzungen begünstigen die Hemmung; nach derselben Richtung wirkt vielleicht aber auch ein höheres Maß von Sensibilität. So wenigstens könnte man die Tatsache erklären, daß bei gleichstarker Reizung in einem Falle Beschleunigung, im anderen Hemmung bewirkt wird (vgl. z. B. Nr. 47 und 55). Doch ist diese Schlußfolgerung nicht zwingend, da ja auch die rein mechanische Widerstandsfähigkeit gegen Höllenstein von Individuen zu Individuen verschieden sein könnte.

Jedenfalls zeigen uns unsere Versuche mit Sicherheit, daß der absolute Wert der Wachstumsgeschwindigkeit für die traumatotropischen Reizerfolge gleichgültig ist, und daß es offenbar nur darauf ankommen kann, daß die relative Geschwindigkeit auf zwei opponierten Flanken verschoben wird. Dies ist aber nichts Besonderes, Neues, ich erinnere nur an die Photowachstumsreaktion, die für verschiedene Objekte und für verschiedene Lichtintensitäten einen ganz anderen Verlauf einnimmt (2).

Kap. XII. Über das Wesen der Wundkrümmungen.

Es wurde in den vorstehenden Kapiteln gezeigt, daß die mannigfaltigsten traumatischen Eingriffe zu auffälligen Wundkrümmungen auch bei oberirdischen Organen führen können; und zwar sind zu solchen Reaktionen ebensosehr die Hypokotyle, Epikotyle und Koleoptilen von Keimlingen, wie auch die Sprosse und Blattstiele von älteren Pflanzen befähigt; es handelt sich also hier um eine weitverbreitete Erscheinung. Wir haben dann die Versuchsbedingungen möglichst variiert, den Krümmungsvorgang in all seine Einzelheiten verfolgt und stehen nun vor der Aufgabe, die gesammelten Daten zu einer Beurteilung des gesamten Prozesses zu verwerten. Wir kehren damit zu der Frage zurück, die schon im ersten Kapitel gestellt wurde: Sind die geschilderten Krümmungen wirklich traumatotropischen Charakters?

Es bot keine Schwierigkeit, eine rein mechanische Deutung der Vorgänge auszuschließen. Daß ein Welkungsprozeß nicht vorliegt, geht daraus hervor, daß die Krümmung auch dann eintritt, wenn die Wunde feucht gehalten oder unter Wasser beigebracht wird. Ebensowenig kann die Reaktion durch lokale Wachstums-

hemmung erklärt werden. Es ist gar nicht notwendig, sich hier auf die ausgiebigen Reizleitungsvorgänge und auf die Unterdrückung der Krümmung in der Narkose, wo ja noch Wachstum stattfindet, zu berufen. Die Beobachtungen des letzten Kapitels haben ja ergeben, daß sich die Krümmungen vielfach mit Wachstumsbeschleunigung abspielen.

Aber damit waren die Interpretierungen, die man den Versuchen unabhängig vom Traumatotropismus geben konnte, noch keineswegs erschöpft. Gerade die Experimente, die den Ausgangspunkt bildeten und die in der Amputation irgend eines Organs bestanden, waren wirklich vieldeutig. Es konnte ja die Entfernung dieses Organs sehr wohl korrelativ auf das Wachstum der Wundflanke wirken, und von teleologischer Warte aus gesehen, wäre ein solches Verhalten in manchen Fällen durchaus zweckmäßig. Aber es zeigte sich ja sehr bald, daß es keineswegs zur Erzielung des Effektes notwendig ist, ein Organ abzutragen, und daß auch solche Verwundungen, welche die Verbindung des Organs mit der Achse in keiner Weise stören, wirksam werden. Aus diesen Tatsachen folgt, daß solche Korrelationen höchstens mitwirken, nicht aber die Vorgänge ausschließlich erklären können.

Eine besondere Beachtung verdiente ferner die von Heidmann verfochtene Auffassung, daß die Krümmungen in erster Linie eine Folge der einseitigen Unterbrechung des Stoffstromes sind. Sowohl die Experimente mit Amputation als auch diejenigen mit Quereinschnitten ließen eine solche Deutung zu. Dagegen sprachen vor allem folgende Tatsachen: 1) daß die Krümmungen gleichsinnig verlaufen, wenn der Einschnitt oberhalb oder unterhalb der Reaktionszone liegt, 2) daß die Amputation eines Keimblattes auch dann eine Reaktion des gesamten Hypokotyls nach sich zieht, wenn die Leitungsbahnen direkt unterhalb des Kotyledo durch einen mit Glimmereinlage versehenen Einschnitt schon zuvor unterbrochen wurden, 3) daß Verletzungen an der Hypokotylspitze selbst dann eine Reaktion hervorrufen, wenn beide Kotyledonen abgeschnitten oder die Keimlingsspitze vor der einseitigen Verwundung dekapitiert werden, 4) daß die Reaktionen in derselben Weise bei ganz oberflächlichen Verletzungen, welche die Leitungsbahnen nicht treffen, zutage treten.

Auf Grund all dieser Befunde können wir also schließen, daß wir es mit einem typischen Reizvorgang zu tun haben, der durch die Wunde selbst ins Leben gerufen ist. Es bildet also der posi-

tive Traumatotropismus der untersuchten Organe ein Gegenstück zum negativen Traumatotropismus der Wurzeln. Jedoch muß bemerkt werden, daß der Gegensatz nicht absolut ist, sondern daß in manchen Fällen auch oberirdische Organe die Befähigung für negative Reaktionen haben; das gilt nicht nur dann, wenn die Erregung von der Wurzel her zugeleitet wird (Schütze), sondern unter Umständen auch bei direkter Reizung. Vielleicht spielt dabei Umstimmung eine Rolle. So fand Sperlich bei jungen *Helianthus*-Keimlingen negative, ich selbst bei älteren positive Reaktionen. Fitting konstatierte, daß bei seinem *Avena*-Material der Zuwendung zu der Wundflanke eine leichte Abwendung vorherging. Beachtung verdient ferner das Verhalten von *Cucurbita*-Keimlingen, die auf Ätz- und Brandwunden im Hellen mit einer negativen, im Dunkeln mit einer positiven Reaktion antworten, während Kerben in beiden Fällen positive Reaktionen hervorrufen.

Worauf dieser Unterschied in dem Verhalten gegen Ätz- und Brandwunden auf der einen und Kerben auf der anderen Seite — ein Unterschied, der jedoch ausschließlich bei diesem Objekt und *Ricinus* zutage trat — beruht, wäre noch im einzelnen zu ermitteln. Wahrscheinlich kommt dabei die Art der Verwundung in Betracht. Es ist sehr wohl möglich, daß die Sensibilität in den verschiedenen Zellschichten nicht dieselbe ist, und daß daher oberflächliche und tiefgehende Verletzungen einen ganz anderen Erfolg haben. Indes muß bemerkt werden, daß die meisten Organe — gleichgültig, wo und wie sie verwundet wurden — immer in derselben Weise antworteten: mit einer positiven Reaktion. Bei rein mechanischer Verletzung scheint der Reizerfolg der Tiefe der Wunde und ihrer Ausdehnung einigermaßen proportional zu gehen, einmalige Einstiche und leichtes Anritzen rufen nur ganz mäßige Ablenkungen hervor. Dagegen ist hervorzuheben, daß ganz leichte Höllensteinberührungen, die kaum eine makroskopisch erkennbare Wunde oder Verfärbung zurücklassen, oft viel stärkere Ausschläge bedingen als tiefe Einschnitte. Allerdings wäre erst zu ermitteln, ob hier nicht doch Spuren des Giftstoffes ins Innere gedrungen sind.

Suchen wir einmal das, was bei all den mannigfaltigen Eingriffen gemeinsam ist, herauszugreifen. Küster äußert sich in seiner pathologischen Pflanzenanatomie (22) bei einer allgemeinen Besprechung des Wundreizes über die Faktoren, die hierbei wirksam sein könnten, folgendermaßen: „Offenbar werden bei der Verwundung bestimmte Zellen und Gewebe von dem Druck ihrer

turgeszenten Nachbarschaft befreit. Zug- und Druckverhältnisse ändern sich also bei der Verwundung. Handelt es sich um Pflanzen und Pflanzenorgane, die nicht von Wasser bedeckt sind, so wird nach Verwundung der bloßgelegte Teil der Pflanze zweifellos durch Transpiration mehr Wasser verlieren als vor der Verwundung. Der osmotische Druck in den osmotischen Zellen und Geweben wird sich ändern, der diosmotische Stoffaustausch von Zelle zu Zelle wird dadurch beeinflußt werden. Weiterhin werden auf die Zellen am Wundrande die Plasmatrümmer und die Zersetzungsprodukte aus den zerstörten und abgestorbenen Nachbarelementen chemische Wirkungen ausüben. Die Berührung mit dem fremden Medium — Luft, Wasser — wird ungewohnte Einflüsse auf die bloßgelegten Zellen ausüben.“ Von diesen hier namhaft gemachten Momenten werden alle die für unsere Betrachtung fortfallen, die in höherem Maße nur bei stärkeren Verletzungen in Wirksamkeit treten, wie der Transpirationsverlust und die Berührung mit einem fremden Medium. Um so mehr Beachtung verdienen dagegen die chemischen Einflüsse, die möglicherweise von den sterbenden Zellen ausgehen können. Daran hat dann auch vielfach die Interpretierung des Wundreizes angeknüpft (Beijerinck, Porodko u. a.), und es eröffnete sich damit ein Weg, Traumatotaxis und Traumatotropismus an Chemotaxis und Chemotropismus anzuschließen (Günther). Tatsache ist ja, daß Wurzeln sowohl chemo- als auch traumatotropisch empfindlich sind, und dasselbe gilt von dem taktischen Verhalten der Zellkerne; neuerdings hat auch Brenner in noch unveröffentlichten Versuchen chemototropische Empfindlichkeit bei Hypokotylen und Laubsprossen wahrscheinlich gemacht. Um hier aber einen Schritt weiter zu kommen, müßte erst der Nachweis erbracht werden, daß der Preßsaft von abgetöteten Zellen den Wundkrümmungen analoge Reaktionen auszulösen vermag. Für den Traumatotropismus sind solche Versuche noch nicht angestellt, dagegen untersuchte Ritter (39) die Zellkernwanderungen nach dieser Richtung; er sagt: „Trotz mancher Ähnlichkeit zwischen Traumatotaxis und Chemotaxis ist doch nicht anzunehmen, daß beide identische Vorgänge sind. Zwar wird durch den Preßsaft eine chemotaktische Kernverlagerung erzielt, es müssen also auch die von der Wunde in die lebende Zelle eindringenden Substanzen eine Chemotaxis der Kerne herbeiführen, allein diese wie alle anderen chemotaktischen Bewegungen verlaufen stets viel langsamer als die Traumatotaxis. Demnach mögen zwar chemische Reize bei

der Traumatotaxis mitwirken, die Hauptsache sind sie jedoch nicht.“ Ritter gelangt hier also im wesentlichen zu einer Ablehnung und auch Jost nimmt zu dieser Frage in seiner Physiologie eine skeptische Stellung ein (17).

Wir stehen hier also noch auf durchaus schwankendem Boden, und ich möchte daher um so mehr darauf hinweisen, daß noch ganz andere Deutungen über das Wesen des Traumatotropismus möglich sind. So sagt Pringsheim: „Es ist die Frage, ob die auf tiefere mechanische Verletzungen hin an den Pflanzen auftretenden Veränderungen ihren Ursprung in einer Art Tastsinn haben oder etwa mit der Sensibilität der Ranken zu vergleichen wären. Man könnte auch annehmen, daß die Verwundung eine besondere, etwa unserem Schmerzempfinden entsprechende Reizung bewirkt.“ Das letztere zu erweisen, dürfte praktisch undurchführbar sein. Für die erste Hypothese könnte jedoch ins Feld geführt werden, daß in sehr vielen Fällen die Empfindlichkeit gegen Verwundungen und Berührungsreize parallel geht (Ranken, Hypokotyle, Koleoptile, *Clematis*-Sprosse). Damit ist aber die Analogie keineswegs erschöpft. Ein näherer Vergleich zeigt vielmehr, daß hinsichtlich des Krümmungsverlaufes, der Verteilung der Empfindlichkeit, des Reizleitungsvermögens, des Verhaltens dekapitierter Keimlinge usw. die weitgehendsten Ähnlichkeiten bestehen. Damit soll aber keineswegs gesagt sein, daß es sich hier um identische Vorgänge handelt. Dagegen spricht schon die Tatsache, daß, soweit meine Erfahrungen reichen, die traumatotropische Reaktion durch einen starken, auf die entgegengesetzte Seite ausgeübten Kontaktreiz nicht in wahrnehmbarer Weise gehemmt wird. Es soll nur darauf hingewiesen werden, daß ebensogut wie die chemischen Änderungen und vielleicht mit ihnen im Verein die Wandlung der Druckverhältnisse in den Zellen das wirksame Agens sein kann, eine Möglichkeit, auf die ja schon Küster hingewiesen hat.

Diese Vieldeutigkeit, die auch jetzt noch trotz aller gesammelter Erfahrungen besteht, ist es, welche die traumatotropischen Reaktionen zu den am schwersten faßbaren Reizbewegungen macht. Darin sollte aber gerade ein Ansporn liegen, unsere Kenntnis auf diesem Gebiete durch weitere Analyse zu vertiefen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Keimstengel sehr zahlreicher Pflanzenarten führen + ausgeprägte Krümmungen nach der Wundflanke zu aus, wenn ein Keimblatt amputiert wird. Entsprechende Reizerfolge können auch bei älteren Pflanzen erzielt werden, und zwar bei Blattstielen, wenn man auf der einen Flanke die Spreite oder die Fiederblättchen entfernt, und bei Sprossen durch Abschneiden von Blättern oder Blüten. Diese Reaktionen erscheinen sowohl im Dunkeln als auch unter Wasser, und sie werden mitunter über 1 dm geleitet.

2. In derselben Weise wie Amputation wirken Quereinschnitte in Keimstengel, Koleoptilen, Laub- und Blühsprosse. Die Krümmung schreitet oft bis über 1 dm in akro- und basipetaler Richtung fort und wandert auch über die Internodiengrenzen. Verletzt man die ausgewachsene Hypokotylbasis von Dikotyledonen, dann erscheint die Reaktion bloß an der Spitze.

3. Ebenfalls positiv gerichtete Wundkrümmungen treten auf als Folge von Längskerben, Stichen und ganz oberflächlichen Verletzungen, die nur die äußersten Zellschichten treffen.

4. An Stelle von rein mechanischen Eingriffen können auch Brand- und Ätzwunden treten. Oberflächliches Betupfen mit Höllenstein ist vielfach sogar ebenso wirksam wie tiefes Einschneiden, besonders bei Gramineen, wo oft schon eine einmalige lokale Berührung mit dem Höllensteinstift genügt, um die gesamte Koleoptile zu einer Krümmung zu veranlassen. Bei Gramineen mit stark ausgebildetem Hypokotyl besitzt dieses die größte Sensibilität. Lokale Ätzwunden der Koleoptile rufen häufig bloß eine Reaktion in der Hypokotylspitze hervor, so daß Reaktionszone und Perzeptionszone getrennt sind; direkte Reizung der Hypokotylspitze zieht bei vielen Individuen eigenartige, dem Verhalten der Wurzelspitze entsprechende Schraubenwindungen nach sich.

5. Auch durch Verletzungen der Blattlamina selbst können Wundkrümmungen in Hypokotylen und Blattstielen verursacht werden, die indes schwächer sind als bei direkter Verletzung der genannten Organe.

6. Bei älteren Pflanzen mit opponierten Blättern treten oft auffällige Reizübermittelungen zutage. Bei symmetrischer Verwundung der gegenüberstehenden Blätter reagierten nicht bloß die Blattstiele, sondern auch der Sproß, und umgekehrt waren die

durch einseitige Verletzung des Sprosses veranlaßten Krümmungen von solchen der Blattstiele begleitet. Wurde bloß ein Blatt des Paares einseitig verletzt, dann führte mitunter das Nachbarblatt synchrone, gleichgerichtete Bewegungen aus.

7. Keimlinge von Dikotylen und Gramineen reagieren auf einseitige Verwundung auch dann, wenn sie zuvor dekapitiert wurden. Werden Gramineenkeimlinge erst traumatotropisch gereizt und dann kurz darauf unterhalb der Wundstelle dekapitiert, dann wird der Reizerfolg nur gedämpft, nicht unterdrückt. Bei schiefer Dekapitation krümmen sie sich nach der kürzer gewordenen Flanke.

8. Wird bei Gramineen des *Avena*-Typus die Spitze und die Basis der Koleoptile gegensinnig, aber mit derselben Intensität (gleichhäufiges leichtes Betupfen mit Höllenstein) gereizt, dann erscheinen in ganz überwiegender Mehrzahl Krümmungen im Sinne des basalen Reizes, und diese greifen vielfach bis zur Spitze, also in die Region des gegengerichteten Reizes über, während die vereinzelten, der Spitzenwunde folgenden Reaktionen + lokal beschränkt bleiben. Daraus folgt, daß die Sensibilität in der Basis wesentlich größer ist. Beim *Panicum*-Typus ist die Empfindlichkeit in der Koleoptile am geringsten, sie erreicht ihr Maximum in der Hypokotylspitze und nimmt nach der Basis des Hypokotyls zu allmählich ab. Bei gegensinniger Reizung von Koleoptile und Hypokotylbasis erscheinen zunächst vorwiegend Krümmungen im Sinne des basalen Reizes, die jedoch hauptsächlich in der Hypokotylspitze zum Ausdruck kommen. Später verschiebt sich das Verhältnis zugunsten der Reaktion im Sinne der Koleoptile, die aber ebenfalls in erster Linie von der Hypokotylspitze ausgeführt werden und mit großer Verspätung erscheinen. Meistens findet ein Umschlag an ein und demselben Individuum statt, es kommen hier also die beiden gegensinnigen Erregungen hintereinander zum Austrag; es findet ein Kampf konträrer Krümmungstendenzen statt, bei dem zunächst die der stärker empfindlichen Zone den Sieg davon trägt, dann bei einem Teil der Individuen von der entgegengerichteten überwunden wird, schließlich aber, wohl infolge der stärkeren Nachwirkung des Reizes noch einmal zum Durchbruch gelangen kann.

9. Durch Äthernarkose wird die Perzeptionsfähigkeit, nicht aber das Reaktionsvermögen aufgehoben.

10. Der Wundreiz kann über einseitige und auch über doppelseitige Einschnitte, die übereinander greifen, geleitet werden. Bei einseitigen Einschnitten erfolgt diese Leitung auch dann, wenn ein Glimmerstückchen eingelegt wird, Diffusion also ausgeschlossen ist. Für doppelseitige Einschnitte ist dies noch nicht ganz sicher gestellt, aber wahrscheinlich.

11. Stärkere traumatische Reize verursachen eine Wachstumshemmung, schwächere dagegen oft eine Beschleunigung. Vielfach folgen bei demselben Individuum beide Phasen hintereinander. Die traumatotropische Reaktion kann sowohl mit mittlerer Wachstumshemmung als auch mit mittlerer Wachstumsbeschleunigung vollzogen werden.

Literatur-Verzeichnis.

1. Beijerinck und Rant: Wundreiz, Parasitismus und Gummifluß bei den Amygdaleen. Zentralbl. f. Bakt., II, Abt. XV, 1906.
2. Blaauw: Licht und Wachstum. Zeitschr. f. Bot. 6/7. 1914/15.
3. Boysen-Jensen: Über die Leitung d. phototropischen Reizes in der *Avena*-Koleoptile. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 31, 1913.
4. Burgerstein: Über das Empfindungsvermögen der Wurzelspitze mit Rücksicht auf die Untersuchungen von Charles Darwin. 18. Jahresber. d. Leopoldt. Comm. Real- u. Obergymn. Wien 1882.
5. Darwin: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übers. von Carus. Stuttgart 1881.
6. Detlefsen: Über die von Darwin behauptete Gehirnfunktion der Wurzelspitze. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg, II, 1882.
7. Fitting: Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken. Jahrb. f. wiss. Bot., 39, 1904.
8. — —: Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Ergebn. d. Physiol., 4/5, 1905/06.
9. — —: Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., 44, 1907.
10. Frank: Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., 8, 1872.
11. Gassner: Der Galvanotropismus der Wurzeln. Bot. Zeitschr., 64, 1906.
12. Goebel: Das Rumphiusphänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke. Biol. Zentralbl., 36, 1916.
13. O. Günther: Über den Traumatotropismus der Wurzel. Diss. Berl. 1913.
14. Hauptfleisch: Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot., 24, 1892.
15. Heidmann: Über Richtungsbewegungen, hervorgerufen durch Verletzung und Assimilationshemmung. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 122, 1913.

16. Jost: Über Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefäßbildung der Pflanze. Bot. Zeitg., 51, 1893.

17. — —: Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. 1913.

18. J. A. Keller: Über Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. Diss. Zürich 1890.

19. O. Kirchner: Über die Empfindlichkeit der Wurzelspitze für die Einwirkung der Schwerkraft. Progr. z. 64. Jahresf. d. k. württ. landw. Ak. Hohenheim. Stuttgart 1882.

20. — —: Zum Wachstum dekapitierter Wurzeln. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., I, 1883.

21. Kretzschmar: Über Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung infolge von Wundreiz. Jahrb. f. wiss. Bot., 39, 1904.

22. Küster: Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

23. Mac Dougal: The curvature of roots. Bot. Gaz., 23, 1897.

24. Miehe: Über die Wanderungen des pflanzl. Zellkerns. Flora, 88, 1901.

25. Molisch: Über das Längenwachstum geköpfter und unverletzter Wurzeln. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., I, 1883.

26. Němec: Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 18, 1900.

27. — —: Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen der Pflanze. Jena 1901.

28. — —: Studien über Regeneration. Berlin 1905.

29. Nestler: Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungen des Zellkerns und Protoplasmas. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 107.

30. Nordhausen: Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren. Jahrb. f. wiss. Bot., 44, 1907.

31. Paal: Über phototropische Reizleitungen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 32, 1914.

32. Pfeffer: Über Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Akad. d. Wiss., 21, 1893.

33. — —: Pflanzenphysiologie, II. Bd., II. Aufl., 1901.

34. — —: Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Abh. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Akad. d. Wiss., 34, 1915.

35. Pollock: The mechanism of roots curvature. Bot. Gaz., 29, 1900.

36. Porodko: Vergleichende Untersuchungen über Tropismen. II u. V. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 30, 1912; 31, 1913.

37. Pringsheim: Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.

38. Richards: The evolution of heat by wounded plants. Ann. of Bot., 11, 1897.

39. Ritter: Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkerns. Zeitschr. f. Bot., III, 1911.

39a. Rothert: Heliotropismus. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 7, 1896.

40. Schütze: Über das geotropische Verhalten des Hypokotyls und des Kotyledons. Jahrb. f. wiss. Bot., 48, 1910.

41. Senn: Die Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908.

42. Spalding: The traumatotropic curvature of roots. Ann. of Bot., 8, 1894.

43. Sperlich: Über Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotyledonenkeimblatt. Jahrb. f. wiss. Bot., 50, 1912.

44. Stark: Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., 57, 1916.

45. — —: Untersuchungen über Traumatotropismus. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 34, 1916.

46. Stich: Die Atmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung und bei Verletzungen. Flora, 74, 1891.
47. Tangl: Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 90, 1884.
48. Townsend: The correlation of growth under the influence of injuries. Ann. of Bot., 11, 1897.
49. Wiesner: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.
50. — —: Untersuchungen über die Wachstumsbewegungen der Wurzeln. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 89, 1884.

Anhang.

Versuchsprotokolle zu Kap. X.

Die Zahlen bedeuten die in je 10 Minuten durchlaufenen Skalenteile[1]). Bei Experimenten, die den ganzen Tag dauerten, wurde mitunter zeitweise in längeren Intervallen abgelesen, dann ist der diesem Zeitraum entsprechende mittlere 10-Minutenwert aus dem Quotienten $\frac{\text{Skalenteile}}{\text{Zeit}}$ berechnet und dieser Quotient ist in Klammer beigefügt. Der Nenner bedeutet dann die ganze Zeit (in 10 Minuten ausgedrückt). Die Versuche erstreckten sich mit Ausnahme von Nr. 8, 9, 33 und 34 auf *Avena*.

I. Wachstum unverwundeter Keimlinge.

Nr. 1. 1,5 cm hoch. 14 : 17 : 18 : 17 : 17 : 16 : 14 : 17 : 17 : 15 : 15 : 19.

„ 2. 1,5 „ „ . 35 : 35 : 34 : 35 : 34 : 35 : 35 : 36 : 33 : 34 : 32.

„ 3. 2,0 „ „ . 11 : 10 : 9 : 10 : 9 : 10 : 10 : 10 : 10 : 10 : 15 : 10 : 11.

„ 4. 2,5 „ „ . 17 : 16 : 17 : 16 : 14 : 14 : 14 : 15 : 14 : 15 : 15 : 14 : 15 : 15 : 12.

„ 5. 3,0 „ „ . 20 : 16 : 23 : 29 : 25 : 28 : 24 : 28 : 29 : 28 : 25.

„ 6. 1,0 „ „ . 14 : 14 : 14 : 14 : 15 : 15 : 15 : 13 : 14 : 15 : 15 : 17 : 18 : 20 : 17 : 15 $\left(\frac{30}{2}\right)$: 19,5 $\left(\frac{39}{2}\right)$: 21 $\left(\frac{42}{2}\right)$: 21 $\left(\frac{42}{2}\right)$: 19,5 $\left(\frac{39}{2}\right)$: 20,6 $\left(\frac{190}{9,2}\right)$: 21,3 $\left(\frac{596}{28}\right)$: 22.

„ 7. 1,5 cm hoch. 10 : 11 : 10 : 9 : 10 : 10 : 9 : 9 : 11 : 11 : 10 : 12 : 13 : 12 : 12 : 11,5 $\left(\frac{23}{2}\right)$: 11 $\left(\frac{22}{2}\right)$: 11,5 $\left(\frac{23}{2}\right)$: 12,5 $\left(\frac{25}{2}\right)$: 12 $\left(\frac{24}{2}\right)$: 12 $\left(\frac{24}{2}\right)$: 13,3 $\left(\frac{120}{9}\right)$: 16 $\left(\frac{280}{16,3}\right)$.

---

1) 1 Skalenteil = 0,0091 mm.

II. Wachstum dekapitierter Keimlinge.

Nr. 8. *(Hordeum.)* 19 : 20 : 17 : 16 : 18 — dekap. 0,5 mm — 12 : 26 : 24 : 16 : 14 : 12 : 11 : 18 : 16.

„ 9. *(Hordeum.)* 17 : 17 : 16 — dekap. 0,5 mm — 10 : 13 : 12 : 10 : 5 : 4 : 3 : 1 : 2,2 $\left(\frac{11}{5}\right)$: 5 : 6 : 10 : 15 : 10 : 10 : 11 : 11 : 12 : 10 : 11,1 $\left(\frac{78}{7}\right)$: 13,5 $\left(\frac{162}{12}\right)$: 15 : 20 : 16 : 18 : 18 $\left(\frac{72}{4}\right)$: 18 : 20 : 17 : 19 : 18.

„ 10. 1,5 cm hoch. 10 : 13 : 13 — dekap. 2,5 mm — 10 : 17 : 15 : 10 : 5 $\left(\frac{25}{5}\right)$: 8 : 9 : 9 : 11 : 8 : 6 : 1 : 1 : 10,6 $\left(\frac{72}{6,8}\right)$.

„ 11. 2,5 cm hoch. 25 : 25 : 25 : 23 — dekap. 2,5 mm — 12 : 13 : 12 : 10 : 5 : 7 : 5 : 3 : 2 : 1 : 2 : 1 : 2 : 5,5 $\left(\frac{11}{2}\right)$: 6,5 $\left(\frac{13}{2}\right)$: 9,0 $\left(\frac{36}{4}\right)$: 9 : 11 : 10 : 8 : 5,8 $\left(\frac{37}{6,4}\right)$: 7,8 $\left(\frac{77}{9,9}\right)$: 11 : 19 : 15 : 18 : 8,7 $\left(\frac{88}{10,1}\right)$: 9 : 13 : 11 : 11,3 $\left(\frac{135}{12}\right)$: 22 : 15 : 21 : 18.

„ 12. 1,2 cm hoch. 16 : 16 : 16 : 11 : 18 — dekap. 5 mm — 4 : 8 : 10 : 5 : 2,3 $\left(\frac{30}{13}\right)$: 3 : 4 : 7,6 $\left(\frac{496}{65}\right)$: 8 : 11 : 9.

„ 14. 2,5 cm hoch. 7 : 10 : 10 : 9 : 7 — dekap. 1 cm — 6 : 9 : 5 : 2 : 4 : 7 : 2,7 $\left(\frac{8}{3}\right)$: 1 $\left(\frac{4}{4}\right)$.

„ 15. 2,0 cm hoch. 23 : 21 : 23 — dekap. 1 cm — 6 : 9 : 8 : 6 : 6 : 5 : 5 : 2 : 2 : 2 : 2 : 2 : 2 : 3,2 $\left(\frac{35}{11}\right)$: 2 : 4 : 6 : 4 : 7,1 $\left(\frac{50}{7}\right)$: 11 : 12 : 10 : 12 : 8 : 10 : 4 : 6 : 5 : 4 : 6 : 7 : 9 : 7,4 $\left(\frac{69}{9,3}\right)$: 8 : 8 : 13,4 $\left(\frac{147}{11}\right)$: 7 : 6 : 9 : 2,4 $\left(\frac{148}{62,1}\right)$: 2 : 2 : 2.

„ 16. 3,5 cm hoch. 13 : 11 : 12 : 17 : 15 — dekap. 2 cm — 4 : 5 : 4 : 5 : 8 : 6 : 8 : 7 : 6 : 4 : 3 : 4 : 1 : 2,7 $\left(\frac{11}{4}\right)$: 2 : 2 : 3 : 3 : 2 : 4 : 5 : 5 : 3 : 4 : 5,4 $\left(\frac{38}{7}\right)$: 7,0 $\left(\frac{70}{10}\right)$: 5 : 7 : 7 : 9 : 8 : 10 : 6,4 $\left(\frac{32}{5}\right)$: 4 : 5 $\left(\frac{10}{2}\right)$: 6 : 8 : 6,0 $\left(\frac{98}{16,2}\right)$.

„ 17. 5,0 cm hoch. 37 : 44 : 25 : 37 : 24 : 34 — dekap. 4 cm — 6 : 7 : 5 : 6 : 3 : 4 : 2 : 1,1 $\left(\frac{8}{7}\right)$: 0 : 0 : 0.

„ 18. 5,5 cm hoch. 18 : 24 : 19 — dekap. 4 cm — 5 : 5 : 3 : 3 : 2 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 0 : 1 : 1 : 1,2 $\left(\frac{7}{6}\right)$: 0,4 $\left(\frac{2}{5}\right)$: 0 : 0 : 0,3 $\left(\frac{2}{7}\right)$: 0,5 $\left(\frac{5}{11}\right)$: 0 : 0 : 0,5 : 0 : 0 : 0 : 0 : 0,1 $\left(\frac{2}{18}\right)$.

III. Wachstum bei doppelseitigen Einschnitten.

Nr. 19. 2,5 cm hoch. 10 : 9 : 9 : 9 — Einsch. — 9 : 9 : 9 : 12 : 9 : 9 : 13 : 8 : 5 : 7 : 7 : 8,5 $\left(\frac{17}{2}\right)$ . . . . . . abends 9,5 $\left(\frac{19}{2}\right)$.

Nr. 20. 1,0 cm hoch. 5,8 $\binom{29}{5}$: 6 : 6 — Einschn. — 4 : 4 : 2 : 2 : 3 : 6 : 5 : 4,4 $\binom{35}{8}$: 8 : 6,5 $\binom{78}{12}$ . . . . . tags darauf 11 : 10 : 10,9 $\binom{43}{4}$.

„ 21. 1,2 cm hoch. 4 : 5 : 5 — Einschn. — 2 : 5 : 6 : 8 : 8 : 8 : 9 : 9 : 7.

„ 22. 1,0 „ „ . 9 : 10 : 10 — Einschn. — 2 : 4 : 4 : 3 : 3 : 2 : 3,1 $\binom{34}{11}$: 4 $\binom{8}{2}$: 3 $\binom{6}{2}$ . . . . . . tags darauf 8,9 $\binom{53}{6}$.

„ 23. 1,0 cm hoch. 17 : 18 : 17 — Einschn. — 3 : 5 : 4 : 5 : 6,6 $\binom{73}{11}$: 11 $\binom{22}{2}$ . . . . . . tags darauf 14 $\binom{28}{2}$: 14 $\binom{28}{2}$.

IV. Wachstum bei doppelseitigen Ätzwunden.

Nr. 24. 0,6 cm hoch. 5 : 5 — Höllenstein 1 mal — 5 : 5 : 5 : 5 : 6 : 6 : 5,8 $\binom{42}{7,2}$: 5,3 $\binom{16}{3}$.

„ 25. 0,8 cm hoch. 10 : 10 : 11 — Höllenstein 1 mal — 10 : 11 : 12 : 13 : 11 : 16 : 15 : 12 : 15.

„ 26. 1,0 cm hoch. 7,4 $\binom{104}{14}$: 6 : 7 : 8 : 8 : 7 — Höllenstein 1 mal — 1 : 7 : 6 : 4 : 3 : 6 : 5 : 6,3 $\left(\frac{63}{10}\right)$: 9 : 8 : 10.

„ 27. 2,0 cm hoch. 6 : 6 : 6 — Höllenstein 1 mal — 3 : 5 : 5 : 6 : 8 : 10 : 10 : 13 : 11 : 11 : 11 : 11 : 11 : 11 : 13,3 $\left(\frac{147}{11}\right)$: 11 : 10,3 $\left(\frac{31}{3}\right)$: 13.

„ 28. 0,8 cm hoch. 12 : 11 : 8 : 11 : 11 : 12 — Höllenstein 2 mal — 10 : 9 : 10 : 12 : 13 : 13 : 12 : 11 : 12 : 10 : 9 : 12 : 9 : 12 : 11 : 12.

„ 29. 2,5 cm hoch. 9 : 11 : 10 : 10 — Höllenstein 2 mal — 9 : 9 : 10 : 10 : 10 : 9 : 9 : 16 : 12 : 16 : 18,5 $\left(\frac{39}{2}\right)$: 17 $\left(\frac{51}{3}\right)$.

„ 30. 3,0 cm hoch. 10 : 10 : 10 — Höllenstein 2 mal — 14 : 15 : 15 : 12,5 $\left(\frac{25}{2}\right)$: 10 $\left(\frac{20}{2}\right)$: 15 $\left(\frac{45}{3}\right)$.

„ 31. 15 : 14 : 14 — Höllenstein 10 mal — 1 : 4 : 11 : 17 : 14 : 12 : 9 : 10 : 13 : 13 : 10 : 13 : 12 : 10,4 $\left(\frac{104}{10}\right)$: 13 : 16 : 16 : 16 : 14.

„ 32. 1,0 cm hoch. 9 : 10 : 9 : 11 — Höllenstein 10 mal — 9 : 15 : 14 : 16 : 14 — Höllenstein 10 mal — 4 : 5 : 4 : 11 : 13 : 17 : 14 : 12 : 12 — Höllenstein 15 mal — 1 : 5 : 11 : 8 : 2 : 0 : 0 : 4 : 11 : 9 : 4 : 4 : 5,7 $\left(\frac{38}{6,7}\right)$.

„ 33. *(Hordeum.)* 9 : 9 : 9 — Höllenstein 10 mal — 4 : 7 : 8 : 9 : 10 : 6 : 7 : 8 : 4 : 10 : 11 : 10 : 9 : 10 : 9 : 10 : 10,2 $\left(\frac{61}{6}\right)$: 10 : 10.

„ 34. *(Hordeum.)* 8 : 8 : 9 : 10 : 9 — Höllenstein 10 mal — 6 : 4 : 4 : 3 : 6 : 7 : 5 : 4 : 3 : 3 : 3.

V. Wachstum bei einseitigen Einschnitten.

Ein Ausrufungszeichen bedeutet, daß der Keimling sich in dem betreffenden Intervall krümmte. Die Zahl gibt dann nur die Vertikalprojektion des Zuwachses wieder, ist also in Wirklichkeit zu klein.

Nr. 35. 5,0 cm hoch. 38 : 40 : 37 — Kerbe — 37! . . . . . .
„ 36. 1,5 „ „ . 16 : 19 : 19 : 16 — Kerbe — 22 : 17! . . . . . .
„ 37. 2,5 „ „ . 11 : 14 : 10 : 12 — Kerbe — 18 : 11! . . . . . .
„ 38. 3,5 „ „ . 14 : 15 : 14 : 15 : 15 : 15 — Kerbe — 14 : 19! : 14! : 14! . . .
„ 39. 2,5 „ „ . 26 : 22 : 24 — Kerbe — 15 : 15 : 21 : 23 : 23 : 23! . . .
„ 40. 1,5 „ „ . 27 : 24 : 24 : 25 — Kerbe — 18 : 30 : 18! . . . .
„ 41. 2,0 „ „ . 10 : 6 : 10 : 10 — Kerbe — 2 : 14 : 9 : 13! . . . .
„ 42. 1,0 „ „ . 7 : 7 : 8 — Kerbe — 2 : 4! . . . . .
„ 43. 1,5 „ „ . 12 : 11 : 10 : 11 — Kerbe — 5 : 6 : 6! . . . . . .
„ 44. 2,0 „ „ . 15 : 16 : 11 — Kerbe — 7 : 9 : 6 : 4 : 0! . . . . . .
„ 45. 1,0 „ „ . 9 : 11 : 11 : 10 — Kerbe — 5! : 5 : 8 : 5! . . . . .

VI. Wachstum bei einseitigen Ätzwunden.

Nr. 46. 2,5 cm hoch. 21 : 21 : 21 — Höllenstein 5 mal — 21 : 27 : 24 : 23! . . . . .
„ 47. 1,0 „ „ . 17 : 16 : 16 : 16 — Höllenstein 5 mal — 16 : 19 : 23! . . . . .
„ 48. 3,0 „ „ . 20 : 23,1 $\left(\frac{162}{7}\right)$: 22 : 23,5 $\left(\frac{47}{2}\right)$: 23,7 $\left(\frac{71}{3}\right)$: 22 — Höllenstein 5-mal — 23 : 27 : 27 : 27 : 27 : 17! . . . . . .
„ 49. 2,0 cm hoch. 9 : 7 : 8 — Höllenstein 5 mal — 8 : 8 : 11 : 9! . . . . .
„ 50. 1,0 „ „ . 9 : 8 : 9 — Höllenstein 5 mal — 7 : 8! . . . . .
„ 51. 2,5 „ „ . 23 : 24 : 20 — Höllenstein 5 mal — 14 : 15 : 21 : 26 : 25! . . . . .
„ 52. 2,0 „ „ . 20 : 17 : 19 — Höllenstein 5 mal — 15 : 25 : 22! . . . . .
„ 53. 2,0 „ „ . 14 : 13 : 14 : 14 — Höllenstein 5 mal — 10 : 12 : 11 : 13! . . . . .
„ 54. 3,0 „ „ . 17 : 16 : 16 — Höllenstein 7 mal — 12 : 12! . . . . .
„ 55. 1,5 „ „ . 23 : 24 : 24 — Höllenstein 5 mal — 13 : 15! . . . . .
„ 56. 1,5 „ „ . 27 : 27 : 28 : 27 — Höllenstein 5 mal — 15 : 21 : 20! . . . . .

Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen[1]).

Von

H. Fitting.

Einleitung.

Vor einiger Zeit habe ich (1915) über Versuche berichtet, die plasmolytische Methode wesentlich zu verbessern. Es gelang damit nun endlich, zu beweisen, daß Salze, wofür sich das Plasma durchlässig gezeigt hatte, in Konzentrationen, die den plasmolytischen Grenzkonzentrationen nahe sind, die Durchlässigkeit der Plasmahaut für sie selbst in wenigen Stunden sehr stark herabzusetzen, wenn nicht schließlich so gut wie völlig aufzuheben vermögen, längst ehe das Konzentrationsgleichgewicht erreicht ist, mögen die Zellen nun plasmolysiert worden sein oder nicht[2]). Auch war es nun

1) Da ich seit Kriegsbeginn im Heeresdienste tätig gewesen bin, wird es mir jetzt erst möglich, diese Arbeit, die im Sommer 1914 im wesentlichen abgeschlossen wurde, zu veröffentlichen.

2) In dieser Weise dürften wohl auch Beobachtungen in einer seitdem erschienenen Arbeit Ruhlands (1915, S. 459) zu deuten sein. Ruhland sagt dort, Versuche mit *Statice Gmelini* hätten ihn in der Annahme bestärkt, daß das Plasma in plasmolytischem Zustande weniger durchlässig ist als sonst und zwar „vor allem auf Grund des Vergleiches solcher plasmolytischer Messungen mit Versuchen, bei denen ich die Aufnahme von Salz durch unplasmolysierte Zellen analytisch-chemisch verfolgte". Für meine Versuchspflanze, *Rhoeo discolor*, konnte ich zeigen (1915, S. 26 ff.), daß das Salz, nicht die Plasmolysierung, in erster Linie schuld an der Permeabilitätsverminderung ist. Besondere Versuche wären aber notwendig, um festzustellen, ob gleiches für *Statice* gilt. Ich möchte diese Gelegenheit benutzen, auf eine gewisse Unklarheit in meiner Arbeit hinzuweisen. Auf S. 27 heißt es da, aus meinen Versuchen folge, daß die Plasmolyse keinen deutlichen Einfluß auf die Durchlässigkeit habe. Ich wollte aber nur ausdrücken, daß die Plasmolyse den Einfluß des Salzes nicht verstärkt und daß nicht erst die Plasmolyse, sondern bereits das Salz, auch in nicht plasmolysierender Konzentration, die Permeabilität herabsetzt. Ob nicht auch die Plasmolyse als solche einen gewissen, ungefähr dem des Salzes entsprechenden Einfluß auf die Durchlässigkeit der Plasmahaut

möglich, mit dieser Methode die Permeabilitätsänderungen des Plasma für die Salze ziemlich genau quantitativ zeitlich zu verfolgen. So konnte ich z. B. feststellen, daß von Kalisalpeter in der Zeit zwischen den ersten beiden Ablesungen, d. h. 15 Minuten und 30 Minuten nach Versuchsbeginn, also in 15 Minuten etwa 0,0025 GM, in der darauf folgenden halben Stunde 0,0025 – 0,005 GM Salz in die permeabelsten Zellen von *Rhoeo discolor* eindringt[1]).

Nur für die erste Versuchsviertelstunde nach Übertragung der Zellen in die Salzlösungen vermochte die Methode keinen Aufschluß über die aufgenommene Salzmenge zu geben. So entstand die Frage, ob man vielleicht auf andere Weise, z. B. aus den isotonischen Koeffizienten, Rückschlüsse darauf machen könnte, wie es bekanntlich u. a. Lepeschkin (1908, 1909a u. b, 1911) und Tröndle (1910) versucht haben. Daß es mit den Verbesserungen der plasmolytischen Methode gelingen müßte, diese Koeffizienten des osmotischen Druckes viel genauer zu bestimmen, als es bisher geschehen, war jedenfalls von vornherein klar. Hatte doch z. B. De Vries (1884, 1888, 1889), dem wir die ersten bahnbrechenden Untersuchungen in dieser Hinsicht verdanken, die Zellen frühestens erst 2 Stunden, meist sogar erst 4–5 Stunden nach der Übertragung in die Salzlösungen untersucht, also nach Ablauf einer Zeit, die vollauf genügte, um nach meinen Beobachtungen die Plasmolyse in den Alkalisalzen wenigstens während der guten Jahreszeit, in der die Zellen für die Salze leicht durchlässig sind, stark zurückgehen zu lassen. Auch waren, wie ich zeigen konnte, die Konzentrationsdifferenzen zwischen den Lösungen zu groß, als daß es damit möglich gewesen wäre, die Grenzlösungen mit hinreichender Sicherheit zu bestimmen. Zudem konnte bei so langer

---

für Salze hat, ist ja durch meine Versuche noch nicht entschieden, aber auch nicht durch die Ruhlands.

1) Selbstverständlich sind diese Mengen auf das Volum der Zellflüssigkeit zu beziehen. Wie außerordentlich geringe Salzmengen durch die plasmolytische Methode noch bestimmt werden können, geht aus folgender Berechnung hervor: Meine Salzlösungen unterschieden sich um 0,0025 GM Kalisalpeter, d. h. um 5 mg Salz auf 20 ccm Flüssigkeit (vgl. 1915, S. 7). Angenommen die Schnitte entsprächen ungefähr 1 cmm Flüssigkeit, so bedeutet Aufnahme von 0,0025 GM Salz 0,00025 mg für den ganzen Schnitt, wenn das Salz in alle Zellen gleichmäßig eingedrungen ist. Auf eine jede Epidermiszelle kommen davon natürlich nur winzige Bruchteile. Das Volum einer solchen Zelle beträgt etwa 0,0003—0,0007 cmm; dem entspräche eine Salzaufnahme von ungefähr 0,000000025 bis 0,000000175 mg Salz!

Versuchsdauer die von mir nicht selten beobachtete Exosmose bei den *Rhoeo*-Zellen störend in Betracht kommen, wenn man nicht für besondere Vorsichtsmaßregeln sorgt. Schließlich habe ich festgestellt, daß wir auch bezüglich der Plasmolyse in Rohrzucker noch nicht klar sehen, so daß einige Autoren, wie z. B. Tröndle, in den Fehler verfallen zu sein scheinen, die Plasmolyse viel eher als beendet zu betrachten, als es tatsächlich der Fall ist. So hielt ich es zunächst einmal für nötig, die plasmolytische Methode auch für eine möglichst genaue Bestimmung der isotonischen Koeffizienten weiter auszubauen. Das machte keinerlei Schwierigkeiten mehr, wenn auch die genaue Bestimmung der Koeffizienten viel mühsamer ist, als man bisher wohl gemeint hat.

Vertieft man sich nun aber in die Frage, welche Schlüsse aus den Koeffizienten auf die Permeabilitätsverhältnisse gezogen werden können, so sieht man bald, daß sie längst nicht so einfach zu lösen ist, wie es nach dem Vorgehen der genannten Autoren scheinen könnte. Man muß zunächst über die Lehrbücher der physikalischen Chemie hinaus den gegenwärtigen Stand der Theorie der Lösungen überblicken, um sich eines Teiles der Schwierigkeiten klar bewußt zu werden, die hier bestehen. Ein anderer Teil hat darin seinen Grund, daß außer der Permeabilität für das Salz noch andere Faktoren Einfluß auf die Koeffizienten haben können. So muß sich notwendig mit der neuen Bestimmung der isotonischen Koeffizienten eine eingehende Kritik der Bemühungen verbinden, diese Werte für Permeabilitätsfragen nutzbar zu machen. Es wird sich dabei zeigen, daß man zurzeit nur recht wenig sichere Schlüsse aus ihnen in dieser Hinsicht ziehen kann, worauf ich ja in meiner früheren Arbeit bereits hingewiesen habe (1915, S. 29 u. 56). Wenn ich also mit dieser Arbeit auf diesem Wege kaum etwas zur Lösung der eigentlichen Fragestellung beizutragen vermag, so schien es mir doch zur Verhütung zweckloser Untersuchungen nicht ganz unangebracht, einmal nachdrücklich auf die sehr engen Grenzen hinzuweisen, die der Verwendung der isotonischen Koeffizienten für die Bestimmung der Plasmadurchlässigkeit leider gezogen sind, und zu zeigen, aus welchen Gründen viele der bisher plasmolytisch ermittelten Koeffizienten wenig Vertrauen verdienen.

Die Frage ist nicht unberechtigt, ob es denn unter solchen Umständen weiterhin überhaupt Sinn hat, Zeit an eine genaue Bestimmung dieser Koeffizienten zu wenden. Ich glaube sie doch nicht mit nein beantworten zu können. Schon immer hat man es

als unangenehm empfunden, daß die osmotischen Druckwerte der Lösungen nicht mit genügender Genauigkeit direkt bestimmt werden konnten. Man denke an die jahrzehntelange Arbeit, die es von den ersten bahnbrechenden Messungen Pfeffers bis zu den, scheint es, recht genauen Messungen des Amerikaners Morse gekostet hat, auch nur für einen Körper, nämlich Rohrzucker, den Druck einigermaßen richtig zu ermitteln! Für die meisten anderen wässerigen Lösungen scheitert bekanntlich die Messung an der nicht genügenden Semipermeabilität der Niederschlagsmembranen. Hier vermöchten nun vielleicht wesentlich verbesserte isotonische Koeffizienten sehr gute Dienste zu leisten, wie sie künftighin mit der plasmolytischen Methode vielleicht werden bestimmt werden können. Wenn man den osmotischen Druck von Rohrzucker durch direkte Messung für eine bestimmte Temperatur kennt und wenn man für dieselbe Temperatur dann auf plasmolytischem Wege die isotonischen Koeffizienten für Salze hinreichend genau ermittelt hat, so weiß man zum mindesten, welche Salz- und Zuckerlösungen bei der Versuchstemperatur gleichen osmotischen Druck haben. Vorbedingung dafür wäre freilich, daß die Plasmahäute für die benutzten Lösungen während der zur Bestimmung nötigen Zeit nicht wesentlich permeabel sind und andere Fehlerquellen ausgeschaltet werden können. Diese Schwierigkeit zu überwinden, ist bei Zucker und bei manchen Salzen vielleicht bloß eine Frage der Zeit und beharrlich darauf gerichteter Bemühungen. Konnte ich doch in der schon öfters erwähnten Abhandlung zeigen, daß die Permeabilität, abgesehen von der ersten Versuchsviertelstunde, für die wir die Permeabilität noch nicht kennen, selbst für stark permeable Salze sehr, zumal jahreszeitlich, verschieden, im Winter nahezu gleich Null ist. Wenn wir erst die Außenfaktoren kennen, von denen die Variabilität der Durchlässigkeit abhängig ist, was gewiß nun bald der Fall sein wird, so dürften wir bei gewissen Versuchsobjekten in der Lage sein, die isotonischen Koeffizienten plasmolytisch mit ziemlicher Genauigkeit zu bestimmen. Wenn auch dann diese verbesserten Werte vielleicht nicht, wie früher die ersten annähernd ermittelten, für die Theorie der Lösungen von Bedeutung sein werden, so könnten sie doch der Physiologie möglicherweise zu neuen wertvollen Einsichten verhelfen. Würde man z. B. solche Koeffizienten als Vergleichswerte zugrunde legen, so könnte man sie bei genügender Umsicht vielleicht zu gewissen Rückschlüssen für Permeabilitätsfragen verwenden. Außerdem ist

ja auch für die Physiologie die möglichst genaue Kenntnis der osmotischen Druckwerte der Salze von großer Wichtigkeit.

Meine Versuche beziehen sich wieder sämtlich auf die Blätter von *Rhoeo discolor*. Vielleicht gelingt es später, für die besonderen Bedürfnisse, die bei der Messung der isotonischen Koeffizienten sich einstellen, noch geeignetere Objekte zu finden. Alles, was ich über meine Versuchspflanze in meiner früheren Arbeit gesagt habe, gilt auch hier. Über die verwendete Methodik und über die dabei zu berücksichtigenden Fehlerquellen und -grenzen orientiert ebenfalls das an jener Stelle Gesagte. Ein großer Vorzug der von mir benutzten Methode, die mit sehr feinen Abstufungen der Konzentrationen arbeitet, besteht darin, daß sich eine jede Einzelmessung nicht bloß auf eine einzige Salzlösung und die entsprechende Zuckerlösung erstreckt, sondern daß zu gleicher Zeit an anderen nahe benachbarten Zellen, die in ein wenig schwächere und stärkere Salzlösungen übertragen wurden, die Richtigkeit einer jeden Messung an mehreren Schnitten kontrolliert werden kann (vgl. die Versuche 5—7). Mit ganz besonderer Sorgfalt und Genauigkeit habe ich die Bestimmung der Koeffizienten für Kalisalpeter ausgeführt, womit ich ja auch früher am meisten gearbeitet hatte.

Abschnitt I.

Die isotonischen Koeffizienten für Kalisalpeter und Rohrzucker.

Der Bestimmung mußte eine genauere Untersuchung darüber vorausgehen, wie die Plasmolyse in Rohrzucker verläuft. Das ist bisher, soweit ich sehe, niemals hinreichend genau festgestellt worden. Selbstverständlich war dabei sehr sorgfältig auf die möglichen Fehler durch Exosmose (vgl. 1915, S. 10 ff.) zu achten. Deshalb habe ich für die Versuche hauptsächlich Schnitte benutzt, die zuvor längere Zeit in Wasser gelegen hatten. Ich will mich mit der Mitteilung einiger Versuche begnügen, da alle übereinstimmend verliefen.

Versuch 1. 16. 9. 1913. Bonn. 2 Stunden in H_2O, dann in

	0,16	0,167	0,173	0,18	0,187 GM Zucker
nach 15 Min.	0	0	v—$^1/_3$	$^3/_4$	pl
„ 15 „	0	0	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	pl
„ 30 „	0	0	pl	pl	pl
„ 60 „	0	gv	pl	pl	pl
„ 90 „	0	gv	pl	pl	pl

die entsprechenden Schnitte der parallelen Längsreihe 6 Stunden in H_2O, danach in:

	0,167	0,173	0,18	0,187	0,193	0,2 GM Zucker
nach 15 Min.	0	0	v	0	v	pl
„ 15 „	0	0	$^1/_2$—$^3/_4$	v—$^1/_2$	∞	pl
„ 30 „	0	gv	∞	pl	pl	pl
„ 60 „	0	v—$^1/_3$	∞	pl	pl	pl
„ 60 „	0	v—$^1/_3$	∞	pl	pl	pl
„ 11 Stdn.	0	0	∞	pl	pl	pl

Versuch 2. 17. 9. 1913. Bonn. 12 Stunden in H_2O, danach in Zucker:

	0,16	0,167	0,173	0,18	0,187	0,193	0,2	0,207 GM
nach 15 Min.	0	0	0	v	gv	∞	$^1/_3$—$^1/_2$	pl
„ 15 „	0	gv	0	$^1/_3$	∞	pl	pl	pl
„ 30 „	0	$^1/_3$	v	$^3/_4$	∞	pl	pl	pl
„ 15 „	0	$^1/_2$	v	$^3/_4$	∞	pl	pl	pl
„ 45 „	0	$^3/_4$	v—$^1/_3$	∞	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	$^3/_4$	v—$^1/_3$	∞	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	$^3/_4$	v—$^1/_3$	∞	pl	pl	pl	pl

die Plättchen der parallelen Längsreihe 21 Stunden in H_2O, dann in Zucker:

	0,153	0,16	0,167	0,173	0,18	0,187	0,193 GM
nach 30 Min.	0	0	$^1/_2$—$^3/_4$	$^3/_4$	pl	pl	pl
„ 30 „	0	0	$^3/_4$	$^3/_4$	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	pl	pl	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	pl	pl	pl	pl	pl
„ 12 Stdn.	0	0	0	0	0	pl	pl

Versuch 3. 17. 9. 1913. Bonn. Die Plättchen einer Längsreihe abwechselnd direkt in die Zuckerlösung und für 13 Stunden in H_2O übertragen.

a) Direkt in Zucker plasmolysiert:

	0,18	0,187	0,193	0,2	0,207	0,213	0,22 GM
nach 30 Min.	0	0	gv	v	∞	pl	pl
„ 30 „	0	0	v	$^3/_4$	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	v	$^3/_4$	pl	pl	pl
„ 60 „	0	0	v	$^3/_4$	pl	pl	pl
„ 22 Stdn.	0	0	0	0	gv	v	∞

b) 13 Stunden in H_2O, dann in Zucker:

	0,18	0,187	0,193	0,2	0,207 GM
nach 30 Min.	0	0	gv	∞	∞
„ 30 „	0	0	v	pl	pl
„ 60 „	0	0	v—$^1/_3$	pl	pl
„ 120 „	0	0	v—$^1/_3$	pl	pl

Versuch 4. 17. 9. 1913. Bonn. Wie im vorigen Versuche.

a) Direkt in Zucker plasmolysiert:

	0,187	0,193	0,2	0,207	0,213 GM
nach 90 Min.	0	0	1/3—1/2	∞	pl
„ 30 „	0	0	1/2	∞	pl
„ 90 „	0	0	3/4	∞	pl
„ 105 „	0	gv	3/4—∞	∞	pl

b) 5 Stunden in H_2O, dann in Zucker:

	0,173	0,18	0,187	0,193	0,2 GM
nach 45 Min.	0	0	1/2	∞	pl
„ 75 „	0	gv	3/4	∞	pl
„ 90 „	0	gv	3/4	∞	pl

Die Versuche zeigen, daß das plasmolytische Gleichgewicht nicht vor ein 1½—2 Stunden erreicht wird. Da die Permeabilität für Rohrzucker sehr gering zu sein scheint, so tut man jedenfalls gut, erst die Beobachtung nach zwei Stunden als die entscheidende anzusehen. Auch im Winter ist diese Zeit ausreichend. Der letzte Versuch zeigt ferner, daß in der Tat die Exosmose sich störend geltend machen kann, wie notwendig es also unter Umständen ist, die Plättchen zuvor genügend lange zu wässern. Schließlich geht aus den Versuchen hervor, daß die Durchlässigkeit der Protoplasten für Zucker, wenigstens nach Ablauf der ersten Versuchsstunde, offenbar nur ganz außerordentlich gering ist, wenn sich auch bei genügend langer Dauer der Versuche schließlich ein geringer Rückgang der Plasmolyse bemerkbar macht, der aber auch in anderer Weise gedeutet werden könnte.

Daß das plasmolytische Gleichgewicht in Kalisalpeter so sehr viel schneller als in Rohrzucker erreicht wird (im Sommer gewöhnlich schon nach einer Viertelstunde, im Winter meist nach einer halben Stunde), ist nicht weiter auffallend, wenn man z. B. daran denkt, daß die Diffusionsgeschwindigkeit des Zuckers viel geringer ist als die des Salpeters: So ist der Diffusionskoeffizient für eine 0,3 Mol. Rohrzuckerlösung bei 18,5 °C 0,31 (Thovert nach Landolt-Börnstein, 1912, S. 54b), für eine 0,25molige bei 20° C 0,368 (nach Oeholm, ebenda, S. 54b); dagegen für eine 0,02 GM Kalisalpeterlösung bei 17,6° C 1,28 (Thovert, ebenda, S. 54a), für eine 0,3 GM bei 17,6° C 1,26 (Thovert). Sonach würden sich die Diffusionsgeschwindigkeiten der in Betracht kommenden Lösungen, etwa für H_2O, verhalten wie 0,368 : 1,27 = 0,3 : 1; d. h. der Zucker

diffundiert etwa 1/3 so schnell wie das Salz. Ob nicht außerdem die Zellulosemembranen der Diffusion des Zuckers in den Zellraum größere Widerstände als dem Salze entgegensetzen, darüber wissen wir überhaupt noch gar nichts, von anderen in Betracht kommenden Möglichkeiten ganz abzusehen.

Für die Bestimmung der isotonischen Koeffizienten ergeben sich aus allen meinen Beobachtungen folgende Forderungen: man muß die Schnitte in dem Salze bereits eine Viertelstunde nach der Übertragung in die Lösungen und vorsichtshalber dann noch zweimal nach je einer Viertelstunde untersuchen, weil die Plasmolyse in wenig durchlässigen Zellen meist auch noch während der zweiten Viertelstunde verstärkt wird (vgl. Fitting, 1915, S. 15), die Schnitte in den Rohrzuckerlösungen dagegen erst nach 1 1/2—2 Stunden.

Das Molekulargewicht des Kalisalpeters habe ich zu 101,12, das des Rohrzuckers zu 342,18 genommen. Die Versuche fanden in der Weise statt, daß zunächst der isotonische Koeffizient ungefähr (1,6) ermittelt wurde, wonach die Schnitte einer Längsreihe ihrer Aufeinanderfolge entsprechend abwechselnd in die annähernd als isosmotisch ermittelten Kalisalpeter- und Zuckerlösungen übertragen wurden, nach so langer Wässerung in dest. Wasser, daß die Exosmose als beendigt angesehen werden konnte. Wenn auch erfahrungsgemäß der osmotische Druck in den Zellen der Blattmittelrippe nicht überall ganz gleich ist, so sind die Unterschiede zwischen den Zellen nahe benachbarter Schnitte einer Längshälfte der Rippe doch meist nur sehr klein (vgl. Fitting, 1915, S. 9ff.).

Zur Beurteilung der Versuche ist es noch notwendig, sich über die Genauigkeit klar zu werden, mit der nach meiner Methode die einzelnen Messungen möglich sind.

Als Stammlösung diente stets eine Lösung von 1/3 GM Rohrzucker. Bei den Konzentrationsunterschieden richtete ich mich nach den Salpeterlösungen. Allerdings war es unmöglich, die Zucker- und Salpeterlösungen ganz genau gleich zu machen. Es entsprechen nämlich

KNO_3	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125	usw. GM.,
Rohrz.	0,16	0,164	0,168	0,172	0,176	0,18	

d. h. ich müßte meine Stammlösung in folgender Weise verdünnen:

	9,6	9,84	10,08	10,32	10,56	10,8	ccm	Zucker,
+	10,4	10,16	9,92	9,68	9,44	9,2	„	H_2O.

Da meine Büretten so feine Ablesungen nicht erlauben, so habe ich diese Zahlen auf die erste Dezimale oder auf die Zahl 5 der zweiten abgerundet, also genommen:

	9,6	9,85	10,1	10,3	10,55	10,8	ccm usw. Zucker,
+	10,4	10,15	9,9	9,7	9,45	9,2	„ „ H_2O.

Die möglichen Fehler der Bürettenablesungen sind auch hier wieder ± n/800 = 0,00042 GM. Jene Fehler durch die Abrundung sind in maximo gleich ± 0,00033 GM. Die möglichen Fehler in der Genauigkeit der Zuckerkonzentrationen betragen also im ganzen 0,00042 + 0,00033 = ± 0,00075 GM, bei den Salpeterlösungen ± 0,0003125 GM. Daraus aber folgt, daß die Lösungen eine Ungenauigkeit der aus den Einzelmessungen berechneten isotonischen Koeffizienten um ± 0,01 bedingen können. Ist also 0,1 GM KNO_3 isosmotisch gefunden mit 0,16 GM Zucker, so ist i = 1,6 ± 0,01. Dazu können aber noch die Fehler bei der Schätzung der Plasmolyse kommen. Ich habe bei allen Bestimmungen wieder wie früher die Kalisalpeterlösungen um 0,0025 GM verschieden genommen. Es ist wichtig, zu beurteilen, wie die isotonischen Koeffizienten sich ändern, wenn eine Zuckerlösung nicht genau einer Salpeterlösung in der plasmolysierenden Wirkung entspricht. Ich betrachte, um darüber Klarheit zu schaffen, folgende Lösungen:

KNO_3	0,0975	0,1	0,1025	0,105	0,1075	0,11 usw. GM,
Zucker	0,156	0,16	0,164	0,168	0,172	0,176 „ „ .

Entspricht an plasmolysierender Wirkung 0,1 GM KNO_3 = 0,16 GM Zucker, so ist i = 0,16 ± 0,01; würde dagegen 0,1 GM gleich sein 0,164 GM, so würde sich der isotonische Koeffizient natürlich von 1,6 ± 0,01 zu 1,64 ± 0,01 ändern. Solche Verschiedenheiten sind direkt ablesbar. Sehr häufig kommt es nun aber bei Schnittserien vor, daß die Wirkung einer Salpeterlösung nicht genau einer Zuckerlösung entspricht, sondern stärker ist als die eine, aber schwächer als die folgende, konzentriertere Zuckerlösung. Dann bleibt nichts Anderes übrig, wie das Mittel zwischen den beiden Lösungen als die „richtige“ Lösung anzunehmen, da eine genauere Schätzung unmöglich ist. Da die geschätzten Werte aber auch dichter an den anderen liegen können, so wächst bei ihnen die Unsicherheit um mindestens ± 0,01, also auf mindestens ± 0,02. Bedenkt man schließlich, daß ganz geringe Verschiedenheiten im osmotischen Drucke der Zellen benachbarter Schnitte

vorkommen können, so wird man die möglichen Fehler der Meßmethode, wie sie sich aus allen Umständen ergeben, sogar zu $\pm$ 0,02 bis 0,04 einschätzen müssen. Eine größere Genauigkeit der Bestimmung ist also selbst bei dieser ungewöhnlich günstigen Versuchspflanze nicht möglich, wird sich aller Voraussicht nach durch weitere Vervollkommnung der Meßmethoden auch kaum erzielen lassen. Solche Bemühungen erscheinen auch deshalb unnötig, weil in dem aus sehr vielen Einzelwerten berechneten Mittelwerte solche Fehler sich gegenseitig aufheben müssen.

Um einen Einblick in den Verlauf der Einzelmessungen zu geben, möchte ich zunächst ein paar Versuche ausführlich mitteilen.

Versuch 5. *Rhoeo discolor.* 24. Oktober 1913. Bonn.

Vom 23. 10. $10^{h\ pm}$ bis 24. 10. $9^{10h\ am}$ (= 11 Stunden) in Wasser. Danach die Schnitte einer Längshälfte der Mittelrippe ihrer Reihenfolge entsprechend abwechselnd in KNO_3 und die jeweils darunter vermerkten Zuckerlösungen:

	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	0	$^1/_2$	$^3/_4$	∞	pl	pl
„ 15 „	0	0	$^1/_3$	$^1/_2$—$^3/_4$	∞	∞	pl
	0,168	0,1717	0,1758	0,18	0,1842	0,1883	0,1917 GM Zucker
„ 2 Stdn.	0	gv	$^1/_2$	∞	pl	pl	pl

Demnach sind isotonisch ungefähr

0,1075 GM KNO_3 = 0,1758 GM Zucker,

und i ist 1,635.

Versuch 6. *Rhoeo discolor.* 24. Oktober 1913. Bonn.

Vom 23. 10. $10^{h\ pm}$ bis 24. 10. $12^{55h\ pm}$ (= 15 Stunden) in Wasser. Dann wie bei vorigem Versuche in

	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	gv	v	$^1/_2$	$^3/_4$	∞
„ 15 „	0	v	v—$^1/_3$	$^3/_4$	∞	pl
„ 15 „	0	v	v	$^3/_4$	∞	pl
	0,1758	0,18	0,1842	0,1883	0,1917	0,1958 GM Zucker
„ 2 Stdn.	0	0	gv	$^3/_4$	∞	pl

Isotonisch sind 0,115 GM KNO_3 und 0,1883 GM Zucker, also ist i = 1,64.

Versuch 7. *Rhoeo discolor.* 10. November 1913. Bonn.

Vom 8. 11. $9^{50h\ pm}$ bis 10. 11. $9^{20h\ am}$ (= $35^1/_2$ Stunden) in Wasser. Dann in

	0,12	0,1225	0,125	0,1275	0,13	0,1325	0,135 GM KNO_3
nach 15 Min	0	0	0	gv	$^1/_3$	$^1/_2$	$^3/_4$
„ 15 „	0	gv	$^1/_3$	$^3/_4$	∞	pl	pl
„ 30 „	0	gv	$^1/_3$	$^3/_4$	∞	pl	pl
	0,1958	0,2	0,2042	0,2083	0,2117	0,2158 GM Zucker	
„ 2 Stdn.	0	0	$^1/_3$	$^3/_4$	∞	pl	

Isotonisch sind 0,1275 GM KNO_3 und 0,2083 GM Zucker, also ist i gleich 1,634.

Zur Beurteilung der Verschiedenheiten zwischen den isotonischen Koeffizienten möge die folgende Zusammenstellung dienen:

Versuch	Datum		In Wasser	Isotonische Lösungen KNO_3		Zucker	i
8	25. 6. 1912	Hamburg	18 Stdn.	0,12 GM	=	0,1958 GM	1,63
9	25. 6. 1912	„	18 „	0,1 „	=	0,1641 „	1,64
10	23. 2. 1912	„	21 „	0,13 „	=	zw. 0,2158 u. 0,22 „	1,68
11	24. 9. 1913	Bonn	20 „	0,1 „	=	0,1641 „	1,64
12	24. 9. 1913	„	11 „	0,1 „	=	0,1641 „	1,64
13	24. 9. 1913	„	11 „	0,1 „	=	0,1641 „	1,64
14	24. 9. 1913	„	11 „	0,1 „	=	0,1641 „	1,64
15	26. 9. 1913	„	14 „	0,12 „	=	0,2 „	1,67
16	26. 9. 1913	„	12 „	0,1 „	=	0,1641 „	1,64
17	26. 9. 1913	„	20 „	0,12 „	=	0,1883 „	1,57
18	23. 10. 1913	„	5 „	0,12 „	=	zw. 0,1917 u. 0,196 „	1,62
19	4. 11. 1913	„	6 „	0,11 „	=	zw. 0,1758 u. 0,18 „	1,62
20	7. 11. 1913	„	8 „	0,09 „	=	0,16 „	1,77
21	24. 10. 1913	„	11 „	0,11 „	=	0,18 „	1,64
22	23. 10. 1913	„	13 „	0,11 „	=	0,18 „	1,64
23	24. 10. 1913	„	14 „	0,12 „	=	0,1958 „	1,63
24	24. 10. 1913	„	11 „	0,11 „	=	zw. 0,1758 u. 0,18 „	1,62
25	25. 10. 1913	„	21 „	0,11 „	=	zw. 0,1717 u. 0,1758 „	1,58
26	25. 10. 1913	„	24 „	0,12 „	=	0,1958 „	1,63

Abgesehen von einigen wenigen Versuchen (4), wobei der isotonische Koeffizient größer als 1,7 gefunden wurde, und abgesehen von einigen, worin ohne zuvorige Wässerung starke Exosmose stattgefunden hatte, erhalte ich als Mittelwert des isotonischen Koeffizienten aus meinen 30 besonders sorgfältigen Messungen an entsprechend vielen Blättern für Salpeter, Zucker gleich 1 gesetzt, *1,64* für 0,09 bis 0,12 GM KNO_3.

Wenn während der Messung als Folge ungenügender Wässerung nachweisbar stärkere Exosmose statthat, so wird dadurch, wie leicht einzusehen, der isotonische Koeffizient gedrückt, also kleiner gefunden (so in einem Versuche, vor dem die Schnitte überhaupt nicht gewässert worden waren, zu 1,57, in einem zweiten desgleichen zu 1,56). Beachtenswerter sind die vier Versuche, bei denen der Koeffizient größer als 1,7 war. Als Koeffizienten bekam ich da 1,7, 1,71, 1,77, 1,78. Welche Umstände daran schuld sind,

kann ich nicht sagen. Die Annahme, daß kleine Verschiedenheiten des osmotischen Druckes in den aufeinander folgenden Schnitten dabei in Betracht kommen, ist sicher nicht richtig; denn die Isotonie wurde, wie bei allen Versuchen, nicht nur an einem Plättchen, sondern an mehreren aufeinander folgenden beurteilt. Ich möchte die beiden Einzelmessungen, die die letzten besonders abweichenden Koeffizienten geliefert haben, hier ausführlich mitteilen.

Versuch 27. *Rhoeo discolor.* 7. November 1913. Bonn.

Schnitte von $10^{h\ am}$ bis $6^{15\ h}$ pm (= 8 Stunden) in Wasser. Dann in

	0,0925	0,095	0,0975	0,1	0,1025	0,105	0,1075 GM KNO_3
nach 15 Min.	0	1/3	1/2—3/4	∞	pl	pl	pl
„ 15 „	0	1/3	1/2—3/4	∞	pl	pl	pl
„ 30 „	0	1/3	1/2—3/4	∞	pl	pl	pl
	0,1517	0,1558	0,16	0,164	0,168	0,1717	0,1758 GM Zucker
„ 2 Stdn.	0	0	0	0	1/8	3/4	pl

Also ist isotonisch 0,095 GM KNO_3 und 0,168 GM Zucker und i ist 1,77.

Versuch 28. *Rhoeo discolor.* 29. Oktober 1913. Bonn.

Nur von $6^{15\ h}$ bis 6^{25} pm (= 10 Minuten) in Wasser. Dann in

	0,1025	0,105	0,1075	0,11	0,1125	0,115	0,1175	0,12	0,1225
	GM KNO_3								
nach 15 Min.	gv	v	1/2	1/2—3/4	3/4	∞	∞	pl	pl
„ 15 „	0	gv	v—1/3	1/3	1/2	3/4	3/4	pl	pl
„ 30 „	0	0	0	0	0	gv	0	1/2	3/4
	0,168	0,1717	0,1758	0,18	0,1842	0,1883	0,1917	0,1958	0,2
	GM Zucker								
nach 2 Stdn.	0	0	0	gv	gv	gv	1/2	∞	pl

Also ist isotonisch 0,1075 GM KNO_3 und 0,1917 GM Zucker und i ist 1,783.

Ich bemerke ausdrücklich, daß zu diesen Versuchen die gleichen Lösungen gedient hatten, womit bei anderen Blättern der isotonische Koeffizient zu 1,64 gefunden worden war. Übrigens habe ich bei einer nochmaligen Bestimmung der Koeffizienten im März 1916 wiederum vereinzelt derartig abnorm große Werte erhalten (vgl. Versuche 30 u. 35 auf S. 585). Sonst aber waren bei allen Einzelmessungen die Koeffizienten von ähnlicher Größenordnung wie bei den oben mitgeteilten. Zur Beurteilung meiner Messungen ist es nicht unwichtig, zu beachten, daß meine Salz- und Zuckerlösungen derartig abgestuft sind, daß der Koeffizient sich ungefähr um 0,04 verschiebt, wenn für einen Schnitt eine Salpeterlösung nicht der zugeordneten, sondern der folgenden oder vorausgehenden

Zuckerlösung „isosmotisch" ist. Mit anderen Worten: Differenzen von 0,04 kann ich mit meinen Lösungen direkt ablesen. Wenn ich also i nicht gleich 1,64, sondern etwa gleich 1,78 gefunden habe, so heißt das, die Salpeterlösung war nicht der isotonisch, die dem i-Werte 0,164 entsprechen würde, sondern ungefähr der vierten darauf folgenden.

De Vries (1884, S. 453) hat den Koeffizienten bei *Rhoeo* nur in einem Versuche direkt bestimmt, und zwar nach 4 Stunden Aufenthalt der Schnitte in den Lösungen zu 1,615, bezogen auf Zucker gleich 1. In derselben Arbeit hat er später i für Rohrzucker als Mittel aus den Messungen mit verschiedenen Methoden zu 1,88, bezogen auf Kalisalpeter gleich 3, also für Salpeter, bezogen auf Zucker gleich 1, zu 1,596 angegeben[1]). Lepeschkin (1911, S. 352) hat als Mittel aus 12 Messungen für *Rhoeo* i gleich 1,577 (Zucker gleich 1) gefunden. Beide Autoren haben also für Konzentrationen, die den meinigen ungefähr entsprechen, zu kleine isotonische Koeffizienten erhalten.

Abschnitt II. Die Verwendung der isotonischen Koeffizienten für Permeabilitätsmessungen.

Wie weit lassen sich nun aus den isotonischen Koeffizienten Rückschlüsse auf die Permeabilität des Plasma für das Salz machen? Bekanntlich haben Lepeschkin (1908, S. 206; 1909a; 1909b, S. 326 ff.; 1911, S. 351) und Tröndle (1910, S. 183), ihnen folgend auch Ruhland (1909, S. 762; 1913; 1915, S. 460 ff.), diese Koeffizienten dazu benutzt, „Permeabilitätskoeffizienten" zu berechnen, die der Ausdruck für die Permeabilität sein sollen. Der Grundgedanke ihrer Methode ist folgender: Die durch die Plasmolyse ermittelten isotonischen Koeffizienten geben das umgekehrte Verhältnis der Konzentrationen, in räumlicher Konzentration berechnet, an, in dem zwei Lösungen von gleichem osmotischen Druck zueinander stehen. Nach van't Hoffs Theorie der Lösungen kann man die Koeffizienten, die nach dieser Theorie zugleich zeigen, in welchem Verhältnisse die osmotischen Drucke zweier räumlich gleich konzentrierter Lösungen zueinander stehen, bekanntlich auf ganz

1) In einer späteren Arbeit (1888, S. 425) setzt er i für Rohrzucker gleich 1,81, für Salpeter gleich 3, woraus folgen würde für Salpeter 1,66, bezogen auf Zucker gleich 1. In den Wert 1,81 muß sich aber wohl ein Druckfehler eingeschlichen haben; gemeint ist, wie aus der Tabelle auf S. 427 hervorgeht, auch hier 1,88.

verschiedene Weise erhalten, z. B. aus den osmotischen Drucken, aus den Gefrierpunktserniedrigungen, aus den Dampfdrucken, aus den Siedepunktserhöhungen, aus den elektrischen Leitfähigkeiten. Lepeschkin und Tröndle und, soweit ich sehe, auch die Autoren, die ihnen folgen, sind nun ohne weiteres der Meinung, daß etwaige Unterschiede zwischen den plasmolytisch bestimmten und den auf physikalisch-chemischen Wegen ermittelten „isotonischen" Koeffizienten eben nur auf der Permeabilität des Plasma für das Salz beruhen und zu ihrer Bestimmung dienen können.

Gegen dieses Vorgehen erheben sich aber sehr wichtige Bedenken physiologischer und physikalisch-chemischer Art.

1. Physiologische Bedenken. Solche treffen das Verfahren dieser Autoren vielleicht mehr als die Methode an sich und lassen sich künftighin, z. T. wenigstens, wohl ausschalten. Sie beziehen sich nämlich auf die wenig genaue Art, wie die Koeffizienten von ihnen bestimmt worden sind. Nach meinen Erfahrungen kann nur eine sehr eingehende Kenntnis der Versuchsobjekte vor groben Fehlern schützen. Was man durch die Plasmolyse in den isotonischen Koeffizienten ermittelt, ist ja nur irgend ein Verhältnis zwischen zwei Lösungen, z. B. Salz und Rohrzucker, und zwar mittels eines sehr verwickelt gebauten, unsicheren Meßinstrumentes, nämlich der Zelle. Ohne vorausgegangene genauere Untersuchungen wissen wir zunächst nichts darüber, in welchem Grade das Plasma für eine jede von ihnen durchlässig ist. Daß der Rohrzucker während der Versuchszeit nicht permeiert, ist schon eine unbewiesene Annahme, die man freilich noch am ehesten machen kann. Wir wissen ferner nicht, in welchem Maße jede der Verbindungen während dieser Zeit die Permeabilität des Plasma für ihre eigenen Moleküle verändert, ob während des Versuches nicht irgendwelche Stoffe aus den Zellen exosmieren und wie diese Exosmose durch das Salz und durch den Zucker beeinflußt wird, oder ob nicht durch die verschiedenen Lösungen die Bildung osmotisch wirksamer Substanzen in den Zellen ungleich angeregt wird. Ferner hat man bei den bisherigen Bestimmungen meist nicht berücksichtigt, daß der Höhepunkt der Plasmolyse zu ganz verschiedenen Zeiten für das Salz und für den Zucker erreicht werden kann und daß man also völlig außerstande ist abzuschätzen, was sich während dieser verschiedenen Versuchszeiten in den Zellen abgespielt hat. Ein lehrreiches Beispiel in dieser Hinsicht sind die Abweichungen, die ich vom Mittel 1,64 bei der Bestimmung der iso-

tonischen Koeffizienten für Zucker und Salpeter gefunden habe. Während ich es sehr wahrscheinlich machen kann, daß die zu kleinen Werte (1,56—1,6) auf Exosmose beruhen, habe ich zunächst keinerlei Anhaltspunkte dafür, worauf sich die zu hohen Zahlen (1,7—1,78!) zurückführen lassen.

Wenn Tröndle (1910 S. 183) die Plasmolyse auch für Rohrzucker in seinen Versuchen nach 25 Minuten beurteilt hat, so war die Kontraktion des Plasma in der Salzlösung voraussichtlich beendigt; nach meinen Versuchen mit Rhoeo zu urteilen, die übrigens durch Tröndles eigene Angaben für seine Versuchsobjekte völlig bestätigt werden, für Rohrzucker aber jedenfalls noch lange nicht. Beobachtete doch Tröndle (1910, S. 176 ff.) in den wenigen ausführlich mitgeteilten Versuchen eine Zunahme der Plasmolyse in Zucker noch 45 (Vers. 3), 65 (Vers. 7), ja selbst 165 (Vers. 5) Minuten (liegt in diesem Versuche Exosmose vor?) nach Versuchsbeginn! Denkt man nun an die Möglichkeit, daß die Plasmolyse, ebenfalls wie bei *Rhoeo*, vermutlich infolge Verschiedenheiten in der Permeabilität des Plasma für Wasser, in manchen Schnitten schneller, in manchen weniger schnell zunimmt und daß auf die Geschwindigkeit der Zunahme, vor allem bei dem langsam diffundierenden Zucker, auch die Dicke der Schnitte zweifellos einen gewissen Einfluß hat, so dürfte es klar werden, wie anfechtbar Tröndles Messungen sind. Aus Lepeschkins Arbeiten will ich nur die Versuche mit *Rhoeo* (1909, S. 329 ff. und 1911, S. 352) herausgreifen. Hier wird zwar auf die Notwendigkeit hingewiesen, die Plasmolyse in der Salz- und in der Zuckerlösung zu verschiedenen Zeiten zu beurteilen; wenn der Verf. dann aber sagt, die Bestimmung in Salpeter verlange 50—60 Minuten, die in Zucker gewöhnlich 30—45 Minuten, so genügt wohl ein Blick auf meine Messungen, um ein Urteil über die Genauigkeit seiner Zahlen zu gewinnen[1]. Ruhland schließlich beurteilte für verschiedene Zucker (1911, S. 229) die Plasmolyse nach einer Stunde. Er dürfte dabei

1) Lepeschkin (1911, S. 352 ff.) fand den isotonischen Koeffizienten für Zucker und KNO_3, bezogen auf Zucker gleich 1, bei 12 Schnitten, die zuvor 20—30 Minuten in Wasser gelegen hatten, im Mittel zu 1,577, bei 6 Schnitten, die sich 20—30 Minuten in Chloroformwasser befunden hatten, im Mittel zu 1,615, bei 6 Schnitten, in gleicher Weise mit Äther behandelt, zu 1,666. Nimmt man das Mittel aus den beiden letzten Werten, so findet man 1,64, also genau denselben Koeffizienten, den ich erhalten habe, ohne die Zellen zu narkotisieren! Ob man danach mit Lepeschkin noch annehmen kann, daß die Narkotisierung die Durchlässigkeit für den Salpeter herabsetzt?

zu richtigeren Zahlen gelangt sein, desgl. in seiner neuesten Arbeit (1915, S. 459), in der er bei *Statice* nach derselben Zeit die Plasmolyse sowohl für Kochsalz als auch für Zucker maß. An die Möglichkeit einer Exosmose oder gar an die einer verschieden starken Exosmose ist in allen diesen Versuchen nicht gedacht. Daß die Fehler, die hierdurch entstehen können, besonders groß sein müssen, wenn der Höhepunkt der Plasmolyse in den verwendeten Lösungen zu sehr verschiedenen Zeiten eintritt, ist selbstverständlich.

Die Methode der plasmolytischen Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wird also bloß nach sehr eingehenden Voruntersuchungen Ergebnisse liefern können, die auch nur einigermaßen für Permeabilitätsbestimmungen brauchbar wären. Dafür wird die Analyse meiner Versuche mit *Rhoeo* noch weitere Beweise erbringen.

2. Physikalisch-chemische Bedenken. Viel schwerwiegender noch sind aber die Bedenken, die sich, selbst angenommen, die Messungen Lepeschkins und Tröndles seien einwandfrei, theoretisch gegen ihren Versuch erheben, die auf plasmolytischem Wege ermittelten isotonischen Koeffizienten mit den physikalisch-chemisch errechneten zu vergleichen. Dieser Vergleich setzt nämlich als selbstverständlich voraus, 1. daß die plasmolytisch bestimmten Koeffizienten das wahre Verhältnis der räumlichen Konzentrationen der Salz- und der Zuckerlösung angeben, deren osmotische Drucke als gleich erkannt worden sind (oder, was dasselbe sagt, daß sie das genaue Verhältnis der osmotischen Drucke für räumlich oder auch numerisch gleich konzentrierte Lösungen ausdrücken) und zugleich 2. daß in gleicher Weise die durch physikalisch-chemische Methoden bestimmten Koeffizienten auch wirklich das Verhältnis der osmotischen Drucke gleich konzentrierter Lösungen richtig wiedergeben; mit anderen Worten, er setzt voraus, daß van't Hoffs Theorie der Lösungen für die Lösungen, die hier in Betracht kommen, gültig ist. Wenn auch die Lehrbücher der physikalischen Chemie die Theorie der Lösungen, übrigens mit guten Gründen, vielfach vorwiegend in van't Hoffs Sinne behandeln, so weiß doch jeder physikalische Chemiker, daß das durchaus nicht der Fall ist. Die van't Hoffschen Gesetze und ebenso der Satz von Arrhenius: $\alpha = \frac{\Lambda}{\Lambda_\infty}$ gelten vielmehr nur für den Grenzfall der unendlich ver-

dünnten Lösungen, für Konzentrationen von 0,01—0,1 normal aber schon längst nicht mehr genau[1]). Darauf ist schon sehr oft in der physikalisch-chemischen Literatur hingewiesen worden (vgl. außer vielen anderen Arbeiten z. B. Planck, 1902, S. 219 und 221; Nernst, 1901, S. 487 ff. u. 1913, S. 571; Drucker, 1905, z. B. S. 33; Jahn, 1905, S. 153; Overton, 1907, S. 782 ff.; Washburn, 1908/09; Arrhenius, 1910, S. 58, 156 ff.; Findlay, 1914, S. 33, 55); seit langem gehen ja die Bestrebungen der Physiko-Chemiker dahin, die van't Hoffschen Gesetze durch umfassendere zu ersetzen, die auch für die „realen" Lösungen gelten. Gewiß sind im Grunde genommen die Abweichungen solcher Konzentrationen, wie sie der Physiologe bei seinen meisten Untersuchungen verwendet, von der van't Hoffschen Theorie noch so klein, daß er sie bei seinen meisten Untersuchungen vernachlässigen kann (so Nernst 1913, S. 571, siehe auch Findlay, 1914, S. 11). Dieses Vorrecht hört aber auf, wenn er ohne weiteres die Zahlenwerte der isotonischen Koeffizienten als einen auch nur einigermaßen genauen Ausdruck des Verhältnisses der osmotischen Drucke betrachtet. Gerade die Unstimmigkeiten zwischen diesen, auf verschiedenen Wegen bestimmten isotonischen Koeffizienten sind es ja vornehmlich gewesen, die auf die eng begrenzte Richtigkeit der van't Hoffschen Theorie so deutlich hingewiesen haben; übrigens war diese Theorie von ihrem Begründer ja auch ausschließlich für den Grenzfall der unendlichen Verdünnung ausgesprochen worden. Ich muß darauf bei der Wichtigkeit der Sache für unsere Fragestellung etwas näher eingehen. Diese Unstimmigkeiten sind nämlich nicht so klein, daß man sie unbeachtet lassen könnte. Sie beruhen im wesentlichen, doch nicht ausschließlich, darauf, daß wir infolge der Lösungsanomalien, die durch Auflösung von Elektrolyten oder vielen Nichtelektrolyten in Wasser entstehen, weder bei den plasmolytischen Versuchen, noch bei einer der physikalisch-chemischen Methoden, mit denen wir isotonische Koeffizienten bestimmen, überhaupt imstande sind, ohne weiteres anzugeben, mit was für wahren Konzentrationen wir wirklich gearbeitet haben. Infolgedessen können die isotonischen Koeffizienten nicht ganz genau richtig sein und

1) Ja, nach Flügel (1912, S. 590) erweist sich das Massenwirkungsgesetz, „in der üblichen Form angewandt", „für verdünnte Lösungen bis zu 0,001 normal herab als ungültig, sowohl für die aus den Gefrierpunktsmessungen als auch die aus den Leitvermögen berechneten Konzentrationen". Vgl. auch Snethlage, 1915, S. 173 und die dort zit. Lit.

auch nicht völlig übereinstimmen, selbst wenn man bei ihrem Vergleiche Fehler vermeidet, die z. B. von Tröndle und Lepeschkin gemacht worden sind.

Tröndle (1910, S. 183), Lepeschkin (1908, S. 204; 1909b, S. 326, 331; 1911, S. 352) und Ruhland (1915, S. 458 ff.) benutzen zum Vergleiche mit ihren plasmolytischen isotonischen Koeffizienten die Koeffizienten, die sich aus den Leitfähigkeiten berechnen lassen, also die Koeffizienten nach einer Methode ermittelt, die nicht, wie die Gefrierpunkts- oder Dampfdruckmessung, den ganzen osmotischen Effekt, sondern nur die Konzentrationen des dissoziierten Anteils, also der Ionen, berücksichtigt[1]. Sieht man davon ab, daß insofern noch eine gewisse Unsicherheit über die Genauigkeit besteht, mit der sich der Dissoziationsgrad α und damit der isotonische Koeffizient $i = 1 + (n - 1)\,\alpha$ auf diesem Wege ermitteln läßt, als in der Formel $\alpha = \frac{\Lambda}{\Lambda_\infty}$ Λ_∞ nicht gemessen werden kann, sondern graphisch oder arithmetisch extrapoliert werden muß (vgl. z. B. Drucker, 1905, S. 16 ff., 27; Heydweiller, 1915, S. 281 und die einschlägigen Arbeiten von Kohlrausch, 1911), so ist vor allem zu bedenken, daß diese i-Werte bekanntlich oft ganz und gar nicht befriedigend mit den i-Werten übereinstimmen, die man z. B. aus kryoskopischen Daten berechnet, indem man die molekulare Gefrierpunktserniedrigung E einer Konzentration zu der des Wassers ($E_w = 1{,}86$) in Beziehung setzt $\left(i = \frac{E}{1{,}86}\right)$. Die Differenzen übersteigen oft weit die Versuchsfehler, so daß man nicht weiß, welcher i-Wert und ob überhaupt einer zur Berechnung des osmotischen Druckes sowie zum Vergleiche mit dem plasmolytischen i verwendet werden kann (vgl. z. Calame, 1898, S. 401 ff.; Jahn, 1900, S. 545 ff.; 1901 a, S. 457; 1901 b, S. 490 ff.; 1902, S. 257 ff.; 1905, S. 154, 159; Steele, 1902, S. 725; Smits, 1902, S. 430; Biltz, 1902, S. 219; Planck, 1902, S. 221; Drucker, 1905, S. 15 ff.; Washburn, 1909 b, S. 513 ff.; Kohlrausch, 1893, S. 389; 1907, S. 333 ff., 343 ff.; Kohlrausch und Maltby, 1900, S. 225, 211; Riesenfeld und Reinhold, 1909, S. 674; Ostwald, 1909, S. 457; Goebel, 1912, S. 244 ff.; Flügel, 1912, S. 590; Nernst, 1913, S. 539). Zum Beispiel zeigen sich bei KNO_3 und $NaNO_3$ bedenkliche Unterschiede zwischen den aus Δ und Λ errechneten Koeffizienten, die außerhalb der Versuchsfehler

1) Auch Renner rechnet einmal nach diesen Werten (1912, S. 499).

liegen (Jahn, 1901 b, S. 490 ff.); der Satz von Arrhenius $\alpha = \frac{\Lambda}{\Lambda_\infty}$ gilt eben für die Lösungen nicht, sofern sie nicht unendlich verdünnt sind! Aus einer Arbeit von Jahn (1905, S. 151 ff.), worin zum Vergleiche die i-Werte mitgeteilt sind, die aus den Gefrierpunktserniedrigungen und aus den Leitfähigkeiten bestimmt wurden, möchte ich folgende Sätze als besonders lehrreich anführen: „Für die Chloride des Natriums und des Kaliums ist die Übereinstimmung zwischen den beiden Zahlenreihen eine sehr befriedigende; für Lithiumchlorid ergibt das Leitvermögen kleinere, für Cäsiumchlorid und Kaliumbromid hingegen größere Ionenkonzentrationen als die Gefrierpunktserniedrigung. Es ist nun aber ein großer Irrtum, wenn man aus der nahezu vollständigen Übereinstimmung zwischen den aus den Leitvermögen und den aus der Gefrierpunktserniedrigung berechneten Ionenkonzentrationen, die sich für das Kaliumchlorid ergibt, auf die Gültigkeit der einfachen Gesetze für dieses Salz schließen wollte, wie es unbegreiflicherweise neuerdings wieder geschehen ist. Denn die Ionenkonzentrationen sind aus der Gefrierpunktserniedrigung unter der Voraussetzung berechnet worden, daß jedes Salzmolekül in zwei Ionen zerfällt.“ S. 153: „Es kann . . . keinem Zweifel unterliegen, daß die einfachen Gesetze in den von mir untersuchten Konzentrationen (0,1—0,01 normal) noch nicht zutreffen, daß also die mit diesen Gesetzen berechneten Ionenkonzentrationen jedenfalls unrichtig sind. Damit ist aber auch das Leitvermögen als Maß für den Dissoziationsgrad gerichtet, da die mit demselben berechneten Ionenkonzentrationen sehr angenähert mit den notorisch falschen Werten übereinstimmen, welche das einfache van't Hoffsche Gesetz liefert. Dieser zuerst von Nernst gezogene Schluß ist unwiderleglich.“

Dazu kommt aber noch ein Zweites. Die auf plasmolytischem Wege ermittelten isotonischen Koeffizienten sind überhaupt gar nicht das Verhältnis des osmotischen Druckes der Salzlösung gegenüber dem eines „idealen“ Körpers, d. h. eines solchen, der keinerlei Anomalien in wässeriger Lösung zeigt, sondern gegenüber Rohrzuckerlösung, die selbst wie das Salz, aber aus anderen Ursachen, der van't Hoffschen Theorie ganz und gar nicht folgt, während der i-Wert, den man aus der Leitfähigkeit erhält, das Verhältnis des Salzes zu einem Körper ausdrückt, der streng der einfachen Theorie der Lösungen unterworfen ist! Schon Raoult (1898, S. 653) stellte mittels der kryoskopischen Methode Anomalien

der molekularen Gefrierpunktserniedrigungen für den Rohrzucker fest. Findlay (1914, S. 30) gibt nach Messungen von Morse eine Tabelle, zu der er bemerkt (S. 31): „Ein Blick auf die Zahlen dieser Tabelle zeigt sofort, daß selbst bei zehntelnormalen Zuckerlösungen der experimentell bestimmte Wert des osmotischen Druckes merklich größer ist als der nach der van't Hoffschen Theorie berechnete; bei zunehmender Konzentration werden die Abweichungen von den berechneten Werten noch stärker." Bei 0,1 Gew.-normaler Zuckerlösung wurde von Morse ein osmotischer Druck von 2,59 Atm. beobachtet; nach van't Hoff berechnet sollten es nur 2,34 Atm. sein! Also kann schon deshalb der physiologisch bestimmte i-Wert mit dem aus der Leitfähigkeit errechneten überhaupt gar nicht vergleichbar sein.

In diesem Zusammenhange sei darauf hingewiesen, daß die Berechnung der osmotischen Drucke von Salzlösungen durch die Untersuchungen Morses an Rohrzucker auch noch nicht auf so zuverlässige Basis gestellt wird, wie es nach Renners lehrreicher Arbeit (1912, S. 486 ff.) scheinen könnte. Renner schließt sich hier Morse an, daß der osmotische Druck (von Rohrzucker!) den Gasgesetzen folgt, wenn man die Konzentrationen auf gleiche Mengen des Lösungsmittels bei 4° bezieht, also nach einer Formel rechnet, die Morse entsprechend aufgestellt hat. Findlay hat indessen darauf hingewiesen, daß die Formel von Morse den Druck immer noch nicht richtig wiedergibt, wie die nachstehende, aus Findlay (1914, S. 30) entlehnte Tabelle zeigt.

	Konzentr.:	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0 GM
Osmot. Druck in Atm. bei 20° C.	gemessen von Morse	2,59	5,06	7,61	10,14	12,75	15,39	18,13	20,91	23,72	26,64 Atm.
	berechnet nach Morse	2,39	4,78	7,17	9,56	11,95	14,34	16,73	19,12	21,51	23,90 „
	berechnet n. van't Hoff	2,34	4,59	6,74	8,82	10,81	12,72	14,58	16,36	18,08	19,73 „

Bei Findlay findet man auch eine sehr interessante Erörterung darüber (vgl. auch Washburn, 1908, S. 493 und Callendar zit. bei Findlay, 1914, S. 51), worin die Abweichung begründet ist: Berechnet man für Rohrzucker die Drucke nach der allgemeinen thermodynamischen Gleichung für „ideale" Lösungen, so erhält man Werte, die nahezu den von Morse errechneten entsprechen, weil nämlich die Morsesche Formel eine Näherungsgleichung für diese allgemeine thermodynamische Gleichung ist. Eine solche „ideale" Lösung ist nun aber eben Rohrzucker nicht. Deshalb entsprechen die an ihm gemessenen osmotischen Drucke den auf diese oder jene Weise berechneten Drucken nicht. Eine befriedigende Übereinstimmung zwischen Messung und Rechnung erhält man erst, wenn man annimmt, daß der Zucker in wässeriger Lösung ein Pentahydrat bildet.

Morse (und mit ihm Renner) schloß auf die Richtigkeit seiner Berechnungsweise daraus, daß die aus den Gefrierpunktserniedrigungen gewichtsnormaler Lösungen berechneten osmotischen Druckwerte völlig mit den direkt gemessenen übereinstimmen. Diese

Übereinstimmung ist aber nur Schein: Morse hat nämlich durchweg zu hohe Gefrierpunktserniedrigungen für Zucker gemessen, wie schon durch einen Vergleich seiner Zahlen mit den älteren von Raoult, Loomis u. a. (vgl. Landolt u. Börnstein, 1912, S. 821) wahrscheinlich ist, obwohl Jones u. Getman (1904, S. 328) ähnliche Werte gefunden haben. Die genauesten Messungen der Gefrierpunkte von Rohrzuckerlösungen dürften von Roth vorliegen (Landolt u. Börnstein, 1912, S. 821). Da sie anderweitig noch nicht veröffentlicht sind, so habe ich mich an Herrn Kollegen Roth mit der Bitte um nähere Auskunft gewendet. Ich möchte ihm auch hier meinen verbindlichsten Dank für seine wertvolle briefliche Mitteilung weiterer, bisher unveröffentlichter Zahlen sagen. Herr Kollege Roth hat gemessen:

Werte von Roth:			Zahlen von Morse (nach Renner, 1912, S. 491):		
Konz. GM in 1000 Wasser	Δ	Mol.-E	Konz. GM	Δ	Mol.-E
0,1051	0,1963	1,869	0,1	0,195	1,95
0,1889	0,3544	1,876			
0,2045	0,3882	1,898 [1])	0,2	0,393	1,965
0,2877	0,5469	1,902 [1])			
0,3056	0,5805	1,899	0,3	0,584	1,946
0,3447	0,6608	1,917			
0,3723	0,7160	1,924 [1])			
0,4236	0,8152	1,924 [1])	0,4	0,784	1,96
			0,5	0,983	1,966

Auch Herr Kollege Roth hält Morses Zahlen für zu groß. Nach Roth berechnet auf Gefriertemperatur wäre mit der Formel Druck $= \Delta \cdot 12{,}05$ Atm. für

	0,1 GM (E = 1,87)	0,3 GM
der Druck	2,253 Atm.	6,87 Atm.
Dagegen wurde der Druck gemessen von Morse bei 0° C zu	2,462 „	7,085 „ .

Die Übereinstimmung ist also tatsächlich viel geringer, als es nach Morses Zahlen scheint.

Zugleich sieht man aus diesen Zahlen, daß man die Drucke mit Hilfe der Gefrierpunktsmessungen nicht ohne weiteres richtig berechnen kann, weil eben van't Hoffs Gesetze nicht gelten.

Sehr bedenklich scheint nach alledem auch der Schluß Renners, daß das Morsesche Gesetz, das doch schon bei dem Zucker versagt, für die Berechnungsweise der Konzentrationen auch bei den Salzen gültig sei. Es kann für diese ebensowenig gelten, weil die Salze eben auch Lösungsanomalien, und zwar wieder andere wie der Zucker zeigen! So sind wir denn leider gegenwärtig noch nicht in der Lage, die osmotischen Drucke von Salzlösungen genau berechnen zu können.

Worauf die Abweichungen nicht dissoziierender und dissoziierender Verbindungen von der van't Hoffschen Lösungstheorie und

1) Hier liegen nach Roth kleine Messungsfehler vor.

worauf also die Unterschiede der i-Werte beruhen, die man aus Δ und aus Λ berechnet, ist für unsere Betrachtungen nicht unwichtig zu erörtern. Sie könnten, theoretisch betrachtet (vgl. z. B. Planck, 1902, S. 219; Drucker, 1905, S. 38 u. 58 ff.; Washburn, 1908; 1909; 1909b), 1. physikalische Ursachen haben (physikalische Wechselwirkungen der gelösten Moleküle oder Ionen oder beider) oder 2. chemische (Hydrolyse, Hydratbildung der Ionen[1]), der nicht dissoziierten Moleküle, Bildung von Doppelmolekülen[2]) oder komplexen Ionen[3]). Assoziation des Wassers und durch solche Umstände veränderte Konzentrationen). Die Physiko-Chemiker neigen meist dazu, mit der letzteren Gruppe von Ursachen, also mit chemischen. die Abweichungen der Lösungen von der van't Hoffschen Theorie zu erklären (z. B. auch Riesenfeld und Reinhold, 1909; Roth, 1912, S. 618 ff.; Findlay, 1914; Snethlage, 1915; Remy, 1915; Georgievics, 1915). Beim Rohrzucker z. B. würde sich, wie schon gesagt, sehr gute Übereinstimmung zwischen den gemessenen und den errechneten Werten, die man mittels der aus der Thermodynamik abgeleiteten allgemeinen Theorie der Lösungen erhält, mit der Annahme ergeben, daß der Rohrzucker im Wasser ein Pentahydrat bildet, ohne daß das Wasser assoziiert ist, während beim Traubenzucker nach Callendar (vgl. Findlay, 1914, S. 51) die Annahme eines Dihydrates zur Erklärung der Anomalien genügen würde. Daraus sieht man auch, daß die Abweichungen beider Zucker von der van't Hoffschen Theorie verschieden groß sind oder, was dasselbe heißt, daß in Molen sog. „gleich konzentrierte“ Rohr- und Traubenzuckerlösungen nicht den gleichen osmotischen Druck entwickeln können, eben weil sie infolge verschiedener Hydratbildung überhaupt gar nicht gleich konzentriert sind, wie es durch direkte Messungen der Drucke beider Zucker von Morse auch gezeigt worden ist. Unterschiede, die man also in der plasmolytischen

1) Bei Hydratation der Ionen erhält man nicht die richtigen Überführungszahlen, weil auch Lösungsmittel überführt wird (z. B. Washburn, 1909b, S. 513 ff.; Riesenfeld und Reinhold, 1909). Wie sehr bei der Annahme, die Anomalien beruhten auf einer Ionenhydratation, die Berechnung des Dissoziationsgrades α sich ändert, geht aus Zahlen Roths für $NaNO_3$ hervor (1912, S. 619). Ohne Hydratation berechnet sich nach dem einfachen Massenwirkungsgesetz α aus Δ für 0,09078 GM zu $0{,}84_1$, mit Annahme der Hydratation (96 Mole H_2O auf das Mol dissoziiertes Salz) zu $0{,}65_3$!

2) Bildung von Doppelmolekülen kommt z. B. vor bei Na_2SO_4, K_2SO_4, selbst schon in 0,1 Mol Lösung (Goebel, 1912, S. 250); ferner bei den Jodiden und Nitraten des Cs, Rb und K, aber nicht des Na (Roth, 1912, S. 607).

3) Auch dadurch müssen Anomalien der Leitfähigkeit entstehen.

Wirkung selbst zwischen „gleich konzentrierten" Lösungen nichtdissoziierender Verbindungen findet, sind noch nicht ein Ausdruck dafür, daß das Plasma für beide verschieden permeabel ist (so auf Grund der direkten Messungen Morses auch Renner, 1912, S. 493 u. 499). Und wenn wir in Plasmolyseversuchen finden, daß x GM Rohrzucker denselben osmotischen Druck wie y GM Traubenzucker ausüben, so ist i für Traubenzucker $= \frac{x}{y}$ zwar empirisch, aber nicht theoretisch der „richtige" isotonische Koeffizient, da wir die „wahren" Konzentrationen der beiden Zuckerlösungen eben nicht zur Berechnung verwendet haben.

Zieht man alles das in Betracht, so kann man sich also nicht weiter darüber wundern, wenn die isotonischen Koeffizienten aus Plasmolyseversuchen mit den aus der Leitfähigkeit errechneten gar nicht zusammenstimmen wollen. Aus den Abweichungen ohne weiteres Rückschlüsse auf die Permeabilitätsverhältnisse machen zu wollen oder gar Permeabilitätskoeffizienten daraus zu berechnen, wäre mehr als bedenklich!

Immerhin will ich für Kalisalpeter den i-Wert einmal berechnen. Nach den Formeln $i = 1 + (n - 1)\alpha$, worin α der Dissoziationsgrad, n die Zahl der Ionen ist, in die (theoretisch!) das Molekül zerfällt, und $\alpha = \frac{\Lambda}{\Lambda_\infty}$, worin Λ die molekulare Leitfähigkeit der Lösung für räumliche Konzentrationen bei der betr. Temperatur und Λ_∞ diese Leitfähigkeit bei unendlicher Verdünnung ist, berechnet mit den Zahlen, die Landolt und Börnstein (1912, S. 1102) für das Äquivalentleitvermögen und S. 1124 für die Ionenbeweglichkeiten von K und NO_3 geben, ist der isotonische Koeffizient von $0{,}1_{vn}$ GM Kalisalpeter[1]) $i_{vn} = 1{,}829$. Dieser Wert stimmt also in der Tat sehr schlecht zu meinem durch Plasmolyse bestimmten i-Wert für $0{,}1_{vn}$ GM KNO_3 gleich 1,64. —

Einwandfreier erscheint zweifellos der Vergleich der plasmolytisch bestimmten Koeffizienten mit solchen, die nach Methoden berechnet sind, welche den osmotischen Effekt berücksichtigen, also etwa nach der kryoskopischen oder nach der Methode der Dampfdruckmessungen, von denen jene bisher nur für Rohrzucker und Traubenzucker von Renner (1912, S. 497 ff.), diese von

1) Zur Vermeidung von Verwechselungen möchte ich vorschlagen, räumliche Konzentrationen mit dem Index vn, gewichtsnormale mit dem Index gn zu versehen, desgleichen die i-Werte.

Lepeschkin (1908, S. 206; 1909a, S. 140) zur Ermittelung der Permeabilitätsverhältnisse herangezogen worden ist. Ein solcher Vergleich ist schon deshalb berechtigter, weil man hier nicht genötigt ist, sich bei der Berechnung von i auf einen „idealen“ Körper zu beziehen, sondern dabei Zahlen verwenden kann, die man einerseits für das Salz, andererseits für den Rohrzucker gemessen hat. In der Tat geht die Ansicht der physikalischen Chemiker, ob mit Recht (wie nach der Ansicht fast aller Physiko-Chemiker wahrscheinlich) oder Unrecht kann hier nicht erörtert werden, dahin, daß theoretisch, gleiche Temperaturen vorausgesetzt, trotz allen noch unbekannten Abweichungen der Lösungen von der van't Hoffschen Theorie, wie sie durch Hydratation der Ionen, Bildung komplexer Ionen, Assoziation des Wassers usw. bedingt sind, Lösungen von gleichen osmotischen Drucken auch gleiche Gefrierpunktserniedrigungen oder Dampfdrucke zeigen werden (vgl. z. B. Roth, 1902, S. 541; Drucker, 1905, S. 36), vorausgesetzt, daß die Bestimmungen der Drucke, der Gefrierpunkte und der Dampfdrucke bei den gleichen Temperaturen vorgenommen werden. Würden wir also z. B. für zwei Lösungen, die wir bei Gefriertemperaturen plasmolytisch isosmotisch gefunden haben, die Gefrierpunkte bestimmen, so müßten sie danach gleich sein, wenn die Zelle für beide Lösungen impermeabel wäre und andere Einflüsse sich nicht geltend machen würden; während Unterschiede auf eine Permeabilität hindeuten könnten. Da sich dieses Verfahren aber nicht durchführen läßt, so sind wir auf die Gefrierpunktsmessungen der Physiko-Chemiker bei anderen Konzentrationen angewiesen, aus denen wir indirekt die Gefrierpunkte unserer Konzentrationen unter Berücksichtigung der bekannten Tatsache errechnen müssen, daß Gefrierpunkte (und Dampfdrucke) für Bruchteile von gewichtsnormalen Konzentrationen bestimmt zu werden pflegen, während wir die Plasmolyseversuche mit volumnormalen Lösungen ausgeführt haben. Für jene Berechnung legen wir nun aber wieder die van't Hoffschen Formeln zugrunde, machen also stillschweigend von neuem die Annahme, daß die van't Hoffsche Theorie der Lösungen in ihrer einfachen Form auch für unsere Lösungen gilt. Das ist aber eben, wie wir sahen, gar nicht der Fall[1]). Infolgedessen kann ich z. B. in der Kryoskopie mit der

1) Auf dasselbe würde es hinauslaufen, wenn wir nicht erst die Δ-Werte (Δ = Em), sondern sofort die i-Werte aus den kryoskopischen Daten berechnen und diese mit

Größe E, die durch die Beziehung $E = \frac{\Delta}{m}$ definiert ist, worin Δ der Gefrierpunkt, m die gewichtsnormale Konzentration, E die molekulare Gefrierpunktserniedrigung bedeutet, nicht sicher rechnen; in der Tat, was wissen wir von der wirklichen (theoretischen) Konzentration, wenn wir eine Lösung vom Gehalte m_{gn} GM empirisch hergestellt haben, da doch die Anomalien der Lösung auf chemischen Bindungen von Wassermolekülen an die gelösten Moleküle oder Ionen oder gar an beide und auf wechselseitigen Bindungen dieser zu beruhen scheinen? Und diese Fehler werden sich dadurch vergrößern, daß wir sie in verschiedenem Maße bei den beiden Berechnungen, einmal für das Salz, dann für den Zucker machen. Sie werden freilich für unsere Bedürfnisse um so kleiner sein, je näher die empirische Konzentration, aus der der E-Wert berechnet ist, der empirischen Konzentration entsprechend genommen werden kann, für die wir den Gefrierpunkt berechnen wollen, und je kleiner diese Konzentration ist. Da wir oft über solche Konzentrationen verfügen können, so wäre also, Impermeabilität der Zelle für beide Lösungen vorausgesetzt, auf diesem Wege nahezu eine Übereinstimmung zwischen denjenigen i-Werten zu erwarten, die wir aus den Plasmolyseversuchen und aus den kryoskopischen Messungen erhalten können, falls die oben erwähnten theoretischen Voraussetzungen über die Beziehungen zwischen osmotischen Drucken und Gefrierpunktserniedrigungen wirklich richtig sind und andere Faktoren den Versuch nicht störend beeinflussen. Klar muß man sich aber darüber sein, daß der errechnete i-Wert ebensowenig etwas über die wahre Dissoziation der Lösung aussagen kann, wie der plasmolytisch bestimmte. Das ist übrigens für uns gleichgültig.

Nun haben wir aber die Plasmolyse gar nicht bei Gefriertemperatur, sondern bei Zimmertemperatur ausgeführt. Dadurch

---

den plasmolytisch ermittelten i-Werten vergleichen würden. Nach van't Hoffs Theorie ist $i = \frac{E}{E_z}$; $E_z = \frac{\Delta_z}{m_z}$; $E = \frac{\Delta}{m}$, wobei E die molekulare Erniedrigung des Salzes, E_z des Zuckers, m die gewichtsnormale Konzentration, Δ der Gefrierpunkt ist. Auf jeden Fall müssen wir mit dem Faktor E (der molekularen Erniedrigung) rechnen und den kennen wir eben nicht genau bei Lösungen, für die van't Hoffs Theorie nicht gilt. Entsprechend sagt Nernst (1901, S. 487 ff.): Da die Gasgesetze für stark dissoziierende Elektrolyte (aber auch für Zucker! Fg.) nicht gelten, so kann man ohne Korrektionen auch die Dissoziationsgrade (die in i zum Ausdrucke kommen, entsprechend $i = 1 + (n - 1)\alpha$, worin α der Dissoziationsgrad ist) aus den Gefriermessungen nicht errechnen (siehe auch Jahn, 1902, S. 259).

aber wird ein Vergleich der aus E errechneten i-Werte mit den plasmolytischen wieder ganz außerordentlich erschwert (vgl. z. B. Smits, 1902, S. 423 ff.). Denn der osmotische Druck ist nicht der absoluten Temperatur proportional; er hängt auch ab von der Verdünnungswärme (Nernst, 1913, S. 144), von der Änderung der Verdünnungswärme mit der Temperatur und ferner „auch von allen Änderungen . . ., welche entweder bei der Assoziation des Lösungsmittels oder bei der Zusammensetzung des Hydrates oder der Hydrate, deren Existenz angenommen wurde, auftreten können" (Findlay, 1914, S. 53). Und alle diese Einflüsse lassen sich rechnerisch, zum mindesten bei den verschiedenen Salzen, entweder überhaupt noch nicht oder doch nur teilweise und noch dazu nur sehr schwer erfassen. Immerhin werden auch die hierdurch bei der Kryoskopie entstehenden Fehler für so stark verdünnte Lösungen, wie die, die wir verwenden, wohl nur sehr gering sein. Jedenfalls dürften sie viel kleiner sein als die, die bei der Berechnung von i aus den Gefrierpunkten sich daraus ergeben, daß die meisten kryoskopischen Messungen der Physiko-Chemiker weit davon entfernt sind, ganz sicher zu sein, oder daraus, daß wir bei unseren Rechnungen außerdem fast immer auf Interpolationen angewiesen sind. Für den Rohrzucker wurde darauf ja oben schon (S. 573) hingewiesen.

Günstiger würde die Sache mit den Dampfdrucken liegen, weil wir sie ja bei Zimmertemperatur messen können (siehe auch Washburn, 1908, S. 513). Doch kommen solche Unsicherheiten der Messung leider bei den Dampfdruckbestimmungen in so hohem Grade vor, daß man daraus überhaupt keine irgendwie zuverlässigen Werte für i errechnen kann[1]). Das liegt hier an methodischen Schwierigkeiten (vgl. dazu z. B. Drucker, 1905, S. 10 ff.; Smits,

1) Zur Beurteilung der Berechnungen, die Lepeschkin mit den Dampfdruckdepressionen anstellt, ist es noch wichtig, darauf hinzuweisen, daß ihm auch dabei Fehler untergelaufen sind. Er hat nicht daran gedacht, daß die Dampfdrucke für gewichtsnormale, nicht für volumnormale Konzentrationen gemessen worden sind. Außerdem hat er als isotonischen Koeffizienten für Rohrzucker 1,88 (nach De Vries) zugrunde gelegt (bezogen auf $KNO_3 = 3$). Da bekanntlich De Vries seine isotonischen Koeffizienten auf Kalisalpeter bezogen hat, die *Rhoeo*-Zellen aber für Salpeter ziemlich durchlässig sind, so ist es nicht angängig, dem De Vriesschen Koeffizienten ohne weiteres allgemeine Gültigkeit zuzuschreiben, wie es Lepeschkin tut. Die Berechnungen Lepeschkins beweisen also gar nichts für die Durchlässigkeitsverhältnisse der untersuchten Zellen! Eine Umrechnung seiner und Tröndles Zahlen lohnt sich übrigens nicht, da beider Messungen nicht einwandfrei sind.

1905, S. 37 ff.; Biltz, 1902, S. 185 ff.; Jellinek, 1915, S. 753). Lehrreich sind die Bemerkungen von Dieterici (1899), S. 864: Die empfindlichen Druckmesser sind kaum auf $1^0/_0$ mm Hg sicher. S. 865: „Solange es sich nur um qualitative Schlüsse handelt, kommt eine solche, alle Beobachtungen in gleichem Maße beeinflussende Unsicherheit ebensowenig in Betracht, wie die Unsicherheit des Gradwertes der Thermometer bei den Beobachtungen der Gefrierpunktsdepression. Will man aber aus der Dampfdruckverminderung die Gefrierpunktsdepression berechnen oder umgekehrt, so kommen natürlich diese constanten Fehler in Betracht.“ S. 868: „Die molekulare Dampfdruckerniedrigung hat . . ., je nach der Concentration, aus welcher sie berechnet wird, einen bis $10^0/_0$ ansteigenden Fehler.“ Auch Smits, der neuerdings (1905) sich sorgfältigen Dampfdruckmessungen gewidmet hat, findet große Unterschiede in den molekularen Depressionen bei verschiedenen Messungen (z. B. 1905, S. 37: bei $0{,}1073_{gn}$ GM NaCl für 0^0 pm = 0,151, daraus i = 1,81; bei $0{,}1077_{gn}$ GM NaCl für dieselbe Temperatur pm = 0,143, daraus i = 1,72!)[1]).

Die ziemlich rohe Kapillarmethode Bargers (1904a, namentlich S. 293, S. 296 ff.; 1904b; vgl. auch Halket, 1913, S. 170 ff., S. 176) ist nicht dazu berufen, die anderen Methoden der Dampfdruckmessungen zu ersetzen. Nach Halket (vgl. auch Ruhland, 1915, S. 439 ff.) lassen sich damit höchstens Lösungen bis zu einer Genauigkeit von 0,01 GM pro Liter vergleichen. Gerade auf einen genauen Vergleich der Lösungen geringerer Konzentrationsunterschiede käme es aber erst an. Das sieht man sofort, wenn man einmal berechnet, welchen großen Einfluß auf die isotonischen Koeffizienten eine Differenz von 0,01 GM hat. —

Für die Salze, wofür genügend sichere Messungen vorliegen, werden wir bei mangelnder oder nur sehr geringer Permeabilität des Plasma also die isotonischen Koeffizienten aus Plasmolyse- und kryoskopischen Versuchen vielleicht nur wenig verschieden finden, ohne daß wir aber vorläufig sagen können, ein wie großer Betrag dieser Verschiedenheiten physiologischen Faktoren zur Last zu legen ist. Solche genügend genauen Messungen scheinen nun für Rohrzucker und Kalisalpeter vorzuliegen. Ich will die Rechnung

---

1) Über genauere Bestimmungsmethoden vgl. außer der Literatur bei Jellinek, 1915, S. 753 ff. Maier (1909) und Seiferheld (1911), die trotzdem untereinander und auch von den bekannten Zahlen Dietericis abweichende Werte erhalten haben; ferner Frazer und Lovelace (1915).

dafür also durchführen und die erhaltenen Zahlen mit meinen isotonischen Koeffizienten für *Rhoeo* vergleichen.

Ich hatte als isotonischen Koeffizienten auf plasmolytischem Wege gefunden $i_{vn} = 1{,}64$; d. h. es wäre $0{,}1_{vn}$ GM KNO_3 isosmotisch einer Zuckerlösung von $0{,}164_{vn}$ GM. Beide Konzentrationen sind zunächst in gewichtsnormale umzurechnen. Dazu bediene ich mich der Formeln, die Renner (1912, S. 494 u. S. 499) angegeben hat[1]. Nach diesen Formeln und nach den Dichten der Salzlösung (vgl. Grüneisen, zit. bei Landolt und Börnstein, 1912, S. 285) ist

$$0{,}1_{vn} \text{ GM } KNO_3 = 0{,}1005_{gn} \text{ GM } KNO_3$$

und

$$0{,}164_{vn} \text{ GM Zucker} = 0{,}17_{gn} \text{ GM}.$$

Demnach ist für die gewichtsnormalen Lösungen berechnet:

$$i_{gn} = 1{,}69_2.$$

Nach den kryoskopischen Präzisionsmessungen von Roth (1912, S. 605) ist nun die molekulare Depression für $0{,}1_{gn}$ KNO_3 interpoliert[2] etwa $E = 3{,}33_5$ (nach früheren Messungen von Loomis, zit. ebenda, S. 607, $E = 3{,}3$). Für Rohrzucker kann man aus den bereits mitgeteilten Messungen von Roth interpolieren für $0{,}17_{gn}$ GM $E = 1{,}875$. Nach diesen Zahlen wäre also für $0{,}1_{gn}$ GM KNO_3

$$i_{gn} = 1{,}779.$$

---

1) Für Zucker ist

$$m_{gn} = \frac{m_{vn} \cdot 1000}{1000 - 213{,}75\, m_{vn}},$$

Renner hat statt 213,75 etwas weniger genau 214 genommen.

Für die Salzlösungen ist

$$m_{gn} = \frac{m_{vn} \cdot 1000}{1000 \cdot d - m_{vn} \cdot M},$$

worin M das Molekulargewicht und d die Dichte bei der Konzentration m_{vn} ist, aber wohl zu beachten, reduziert auf Wasser von 4 ° C, also $d\,\frac{18^0}{4^0}$, nicht $d\,\frac{18^0}{18^0}$, worauf bei Renner nicht hingewiesen ist (vgl. Findlay, 1914, S. 21, 31 ff., 46).

2) Roth gibt für die Mittelwerte

0,08595 GM KNO_3	$E = 3{,}37$
0,1088 „ „	$E = 3{,}31$
0,1239 „ „	$E = 3{,}25_5$.

Da bei der Verdünnung der Salpeterlösungen bekanntlich Wärme aufgenommen wird, so wächst ihr osmotischer Druck mit der Zunahme der Temperatur etwas stärker als in den Zuckerlösungen. Allein danach würde der Wert i der osmotischen Drucke für 18—20° ganz wenig größer sein, als er hier aus den Gefriertemperaturen errechnet ist. Umgekehrt wirkt die Temperatur auf den Druck infolge ihres Einflusses auf die Assoziation des Lösungsmittels und auf die Dissoziation des ev. vorhandenen gelösten Hydrates (vgl. Findlay, 1914, S. 53); ob stärker auf die Zuckerlösung oder auf die Salzlösung, wissen wir aber nicht[1]).

Folgende i-Werte stehen nun einander gegenüber:

i_{gn} aus Plasmolyse = 1,69 $\qquad$ i_{gn} aus Δ = 1,779

i_{vn} „ „ = 1,64 $\qquad$ [i_{vn} „ Δ = 1,829].

Daraus sieht man, daß das Mittel für i aus den Plasmolyseversuchen auch von den aus Δ errechneten i-Werten stark abweicht.

Sind diese Abweichungen nun physiologisch oder physikalisch oder teils physiologisch, teils physikalisch bedingt? Darauf läßt sich ohne weiteres nicht antworten. Die Abweichungen, die ich von dem Mittel beobachtet habe (i_{vn} = 1,56 bis 1,78 oder i_{gn} = 1,61 bis 1,85), müssen ja natürlich physiologische Ursachen haben. Beachtenswert ist, daß der obere Grenzwert 1,85 größer ist als der kryoskopische. Der „rein physikalische" i-Wert für den osmotischen Druck bei den Plasmolyseversuchen könnte natürlich ebensogut kleiner wie größer sein, als der aus den kryoskopischen Messungen errechnete. Ist also eine Entscheidung ohne weiteres vorläufig nicht zu treffen, wieviel von der Differenz zwischen dem plasmolytisch und dem kryoskopisch bestimmten i-Wert auf physiologische Einflüsse, z. B. die Permeabilität für Kalisalpeter, entfällt, so ist es doch sehr lehrreich, einmal zu berechnen, wieviel Salz permeiert sein würde bei der Annahme, daß tatsächlich allein die Durchlässigkeit für das Salz daran schuld ist und daß der kryoskopische i-Wert dem physikalischen für die osmotischen Drucke bei Zimmertemperatur ungefähr entspricht. Mit dem Koeffizienten i_{gn} = 1,779 wären isotonisch $0{,}1779_{gn}$ GM Zucker mit $0{,}1_{gn}$ GM KNO_3, sowie $0{,}1788_{gn}$ GM Zucker mit $0{,}1005_{gn}$ GM KNO_3. Eine Zuckerlösung

---

1) Nach Findlay (1914, S. 52) hat die Temperatur bei solchen Konzentrationen, wie sie hier in Betracht kommen, in den Rohrzuckerlösungen bis 25° C keine Wirkung durch solche Einflüsse.

von 164_{vn} GM müßte an plasmolytischer Wirkung gleich sein der Salpeterlösung $0{,}0952_{vn}$ GM, nicht $0{,}1_{vn}$ GM. Danach wären also in der ersten Versuchsviertelstunde permeiert 0,1 — 0,0952 GM = $0{,}0048_{vn}$ GM KNO_3, d. h. etwa doppelt so viel Salz wie in die permeabelsten Zellen während der zweiten Viertelstunde ($0{,}0025_{vn}$ GM), was durchaus im Bereiche der Möglichkeit liegen würde. Wäre in der ersten Viertelstunde wie in der zweiten nur 0,0025 GM Salz eingedrungen, so würde allein dadurch i_{gn} gleich 1,734 werden.

Sehr auffällig und hier besonders hervorzuheben ist nun die Tatsache, daß der isotonische Koeffizient bei solchen Blättern, die im Winter für Salpeter, nach meiner Methode beurteilt, sehr wenig durchlässig waren, im Mittel etwa ebenso groß ist wie im Sommer. Ich habe vor Mitte März 1916 noch einmal zwölf Blätter darauf untersucht und bei ihnen trotz fast völliger Impermeabilität für das Salz, abgesehen von zwei abnorm großen i_{vn}-Werten (1,73 u. 1,75), als Mittel aus den zehn übrigen Messungen (von 1,6 bis 1,68 schwankend) wieder $1{,}64_{vn}$ gefunden (vgl. die Zusammenstellung der Versuche auf S. 585). Macht man die nächstliegende Annahme, daß der erschwerten Durchlässigkeit auch eine entsprechende Impermeabilität in der ersten Versuchsviertelstunde entspricht, so würde aus dieser Übereinstimmung zwischen den Koeffizienten bei den Sommer- und den Winterblättern hervorgehen, daß im Sommer während der ersten Viertelstunde in die permeabelsten Zellen höchstens so viel und jedenfalls nicht viel mehr Salz eindringen kann wie in der zweiten. Würde nämlich 0,0025 GM Salz eindringen, so müßte der isotonische Koeffizient der Sommer- und der wenig durchlässigen Winterblätter sich um 0,04 (ceteris paribus) unterscheiden: im Winter etwa $1{,}68_{vn}$ (oder auch 1,66; 1,64), im Sommer $1{,}64_{vn}$ (oder 1,62; 1,6) sein. Würde dagegen im Sommer, wie man aus den kryoskopischen Daten zu folgern geneigt sein könnte, doppelt so viel permeieren wie eben angenommen, so wäre bei den Winterblättern als Mittelwert des Koeffizienten $1{,}72_{vn}$ (gegenüber 1,64 im Sommer) zu erwarten. Diese Differenz ist so groß, daß sie sich schon bei wenigen Einzelmessungen geltend machen müßte. Jener Unterschied dagegen (0,04) ist so klein, daß er deutlich wohl erst bei sehr zahlreichen (hunderten) Einzelmessungen hervortreten würde. Solche Überlegungen haben mir denn schon in meiner früheren Arbeit (1915, S. 52) Anlaß zu der Bemerkung gegeben, „daß Gründe für die Annahme sprechen, es werde in der ersten Versuchsviertelstunde

nicht wesentlich mehr, sondern etwa ebensoviel Salpeter aufgenommen, wie in der zweiten (0,0025 GM)." Die Übereinstimmung der isotonischen Koeffizienten bei Winter- und Sommerblättern könnte natürlich auch darauf hindeuten, daß während der ersten Versuchsviertelstunde im Sommer wesentlich weniger Salz als in der zweiten aufgenommen wird: das Salz braucht ja doch Zeit, um an die Protoplasten heranzukommen. Eine dieser Annahmen, die sich also nicht aus einem Vergleiche der plasmolytischen mit anderen isotonischen Koeffizienten ergeben, sondern aus einem Vergleich der plasmolytischen untereinander, scheint mir in der Tat bei weitem am wahrscheinlichsten zu sein. Allerdings ist es nicht als ganz sicher anzusehen, daß im Winter wie in der zweiten, so auch in der ersten Viertelstunde so gut wie kein Salz eindringt; möglich wäre es ja auch, daß die Durchlässigkeit für das Salz anfangs in Winter- und Sommerblättern gleich groß ist, im Winter aber schon während der ersten Viertelstunde auf Null herabgesetzt wird, im Sommer dagegen längere Zeit größer bleibt.

Setzen wir nun den Vergleich der plasmolytischen mit den kryoskopischen isotonischen Koeffizienten fort, so ist vor allem darauf hinzuweisen, daß die einfachste Annahme, von physiologischen Faktoren komme allein die Permeabilität der Zellen für das Salz in Betracht, überhaupt nicht richtig zu sein braucht. Es könnten nämlich auch noch andere physiologische Faktoren Einfluß auf i haben, die wir nicht ohne weiteres beiseite lassen dürfen. Als solche sind vor allem in Betracht zu ziehen: die Durchlässigkeit für Zucker, die Exosmose von Stoffen aus den Zellen, die Bildung von osmotisch wirksamen Stoffen in diesen. In welchem Sinne Verschiedenheiten solcher Art unter dem Einflusse des Salzes und des Zuckers auf die theoretischen (d. h. physikalisch-chemisch richtigen) isotonischen Koeffizienten wirken würden, lehrt das Schema auf der nächsten Seite.

Natürlich könnte durch solche Einflüsse der i-Wert auch über den physikalischen Koeffizienten hinaus vergrößert werden. Leicht einzusehen ist, daß Unterschiede, die etwa in der Permeabilität der Zellhäute oder des Plasma für Wasser oder in der Durchlässigkeit der Zellhäute für die gelösten Stoffe bestehen, wohl zeitlich das Ergebnis, aber nicht den i-Wert beeinflussen könnten.

Alle meine Beobachtungen sprechen von vornherein dafür, daß die mit einem Stern versehenen Möglichkeiten wahrscheinlicher sind

als die übrigen: Die Durchlässigkeit der Protoplasten für KNO_3 scheint doch ganz entschieden größer zu sein, als die für Zucker (wenn wir auch nicht wissen, was sich in der Zuckerlösung während der ersten Stunde abspielt); dagegen dürfte eine etwaige Exosmose in den Zuckerlösungen stärker sein als in denen des Kalisalpeters, schon wegen der längeren Versuchsdauer in Zucker. Die Exosmose habe ich nach Möglichkeit durch zuvorige Wässerung der Schnitte auszuschalten gesucht; ausgeschlossen wäre es aber natürlich nicht, daß nach Übertragung der Schnitte in die Zuckerlösungen von neuem eine Exosmose beginnt. Mit einer gewissen Bildung osmotisch wirksamer Substanzen wäre eher im Zucker, als in den Salpeterlösungen zu rechnen, schon weil der Aufenthalt dafür im Salpeter (15—30 Minuten) zu kurz sein dürfte. Alles in allem dürften Faktoren vorherrschen, die auf eine Verkleinerung der isotonischen Koeffizienten hinwirken. Entsprechend ist der Mittelwert des Koeffizienten kleiner als der kryoskopische Koeffizient.

Differenzen in der Permeabilität	Größere Durchlässigkeit für KNO_3* Geringere oder keine D. für Zucker	verkleinert i
	Größere Durchlässigkeit für Zucker Geringere D. für KNO_3	vergrößert i
Differenzen in der Exosmose	Stärkere Exosmose in Zucker* Geringere E. in KNO_3 oder H_2O	verkleinert i
	Stärkere Exosmose in KNO_3 oder H_2O Geringere E. in Zucker	vergrößert i
Differenzen in der Bildung osmot. wirksamer Stoffe	Stärkere Bildung in KNO_3 Geringere B. in Zucker	verkleinert i
	Stärkere Bildung in Zucker* Geringere B. in KNO_3	vergrößert i

Um womöglich einen Einblick in die hier angeschnittenen Probleme zu gewinnen, habe ich Versuche folgender Art gemacht: Schnitte einer Längsreihe, die genügend lange gewässert worden waren, wurden abwechselnd, wie gewöhnlich, in Salpeter- und Zuckerlösungen steigender Konzentration übertragen und dabei an ihnen die isotonischen Koeffizienten bestimmt (A). Nachdem die

Plasmolyse in Zucker sicher ihren Höhepunkt erreicht hatte (nach zwei Stunden), übertrug ich die Schnitte ebensolange Zeit in Wasser, darauf in die gleichen Salpeterlösungen wie die anderen Schnitte, um nun die isotonischen Koeffizienten von neuem zu ermitteln (B). Hier die Ergebnisse für 12 Blätter.

Versuch	Datum	A				B			
		KNO_3		Zucker	i_{vn}	KNO_3		Zucker	i_{vn}
29	12. 3. 1916	0,09	=	0,1517	1,68	0,09	=	0,1517	1,68
30	12. 3. 1916	0,09	=	0,1558	1,73	0,09	=	0,1558	1,73
31	13. 3. 1916	0,1	=	0,1642	1,64	0,1	=	0,1642	1,64
32	13. 3. 1916	0,095	=	0,1558 bis 0,16	1,64 bis 1,68	0,095	=	0,16	1,68
33	11. 3. 1916	zw. 0,9 u. 0,0925	=	0,1483	1,62	0,09	=	0,1483	1,64
								zurück in Zucker	1,68
34	11. 3. 1916	0,095	=	0,1558	1,64	0,09	=	0,156	1,73
								zurück in Zucker	1,64
35	11. 3. 1916	0,0825	=	0,1442	1,75	0,0825 bis 0,085	=	0,1483	1,75 bis 1,8
36	12. 3. 1916	0,1	=	0,1642	1,64	0,0975	=	0,1042	1,68
37	13. 3. 1916	0,1	=	0,168	1,68	0,0975	=	0,168	1,72
38	13. 3. 1916	0,105	=	0,168	1,6	0,1025	=	0,168 bis 0,1717	1,64 bis 1,675
39	12. 3. 1916	0,1	=	0,1642	1,64	0,0975	=	0,1642	1,68
40	11. 3. 1916	0,0925	=	0,1517	1,64	0,0875	=	zw. 0,1483 u. 0,1517	1,71

In etwa 5—6 Blättern (Vers. 29—33, 35) war kein Einfluß des Zuckers auf die isotonischen Koeffizienten zu bemerken: die Koeffizienten blieben gleich. In den 6 anderen Blättern waren die Koeffizienten nach dem Aufenthalte in den Zuckerlösungen etwas, wenn auch nur ganz wenig, größer geworden (um 0,02 bis 0,04) und zwar dadurch, daß die Schnitte nun durch Salpeter etwas stärker plasmolysiert wurden als ohne Aufenthalt in Zucker: die Zellen zeigten also gewissermaßen etwas geringeren osmotischen Druck als ohne Behandlung mit dem Zucker. Daraus könnte man geneigt sein, zu schließen, daß osmotisch wirksame Substanzen in Zucker nicht entstanden sein dürften, daß aber vielleicht eine gewisse Exosmose in die Zuckerlösungen stattgefunden hätte. Die Unbrauchbarkeit der Methode der isotonischen Koeffizienten zur Entscheidung solcher Fragen geht aber aus dem Hinweis hervor, die Unterschiede könnten auch dadurch bedingt sein, daß die Zellen durch den Aufenthalt im Zucker nun gegenüber dem Salze sich anders wie vorher verhalten. Einen Fingerzeig in

dieser Richtung gibt vielleicht das eine Blatt, in dessen Zellen der osmotische Druck ganz besonders zurückgegangen war (Vers. 34): In Zucker zurück übertragen war der isotonische Koeffizient $1{,}64_{\mathrm{vn}}$, d. h. auch in Zucker hatte nun der osmotische Druck ganz ebenso wie in dem Salze abgenommen. Das spricht doch wohl dafür, daß durch die an die Plasmolyse in Zucker sich anschließende Behandlung der Zellen eine gewisse Exosmose von irgendwelchen Zellsaftstoffen stattgefunden hatte. Sonach können derartige Versuche eine klare Entscheidung nicht bringen, weshalb ich sie nicht weiter fortgesetzt, sondern mich anderen, vielleicht aussichtsreicheren zugewendet habe.

Bei allen in Betracht zu ziehenden physiologischen Faktoren, die die theoretisch richtigen isotonischen Koeffizienten beeinflussen könnten, handelt es sich, wie ein Blick auf das Schema zeigt, immer um die Alternative: Ist allein das Salz oder auch der Zucker für etwaige Abweichungen der plasmolytisch ermittelten i-Werte von den physikalisch richtigen verantwortlich zu machen?

Darauf könnten vielleicht am ehesten die plasmolytisch bestimmten isotonischen Koeffizienten anderer Salze eine Antwort geben. Von besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht die Beantwortung der Frage, wie groß diese Koeffizienten einerseits bei den Salzen sind, für die, wie bei Kalisalpeter, eine große Durchlässigkeit von mir festgestellt werden konnte, andererseits bei denen, für die die Protoplasten so gut wie undurchlässig zu sein scheinen. Hätte der Zucker einen Einfluß auf die Koeffizienten, so müßte er sich auch hier in gleichem Sinne wie beim Kalisalpeter geltend machen. Ich habe solche neuen Bestimmungen der isotonischen Koeffizienten ausgeführt, allerdings nicht so eingehend wie beim Salpeter. Meine Versuche dürften aber doch schon die Koeffizienten für meine Zwecke genügend richtig geliefert haben.

Abschnitt III.

Die isotonischen Koeffizienten für andere Salze und Rohrzucker.

Die Methodik war die gleiche wie für Kalisalpeter. Zu jedem Einzelversuche wurde ein neues Blatt verwendet. Eine Reduktion der Gewichte auf den leeren Raum habe ich bei den Wägungen, ebenso wie für KNO_3, nicht vorgenommen; die Differenzen bleiben innerhalb der Gesamtfehlergrenzen.

1. Kaliumsalze.

a) Kaliumchlorid.

Ausgangslösung $0{,}25_{vn}$ GM KCl (Molekulargew. 74,6). Konzentrationsdifferenzen zwischen den Lösungen 0,0025 GM.

Die Permeabilitätsverhältnisse sind wie bei Salpeter: das Salz dringt sehr schnell in die Zellen ein, so daß die Plasmolyse bereits nach 15 Minuten zurückzugehen beginnt.

A. Versuche nach längerem Aufenthalte der Plättchen in destill. Wasser:

Versuch	Datum	H_2O Aufenthalt	Isotonische Lösungen KCl		Zucker	i
41	21. 6. 12	17 Stunden	0,11	=	0,1867	1,7
42	19. 6. 12	23 „	0,105	=	0,173	1,65
43	17. 6. 12	20 „	0,11	=	0,1867	1,7
44	21. 6. 12	17 „	0,1125	=	0,1917	1,7
45	17. 6. 12	17 „	0,135	=	0,23	1,7
46	18. 6. 12	6 „	0,1025	=	0,17	1,66
					Mittel	1,685

B. Versuche ohne zuvorige Wässerung der Plättchen:

Versuch	Datum	KCl		Zucker	i
47	20. 6. 12	0,1175	=	0,2	1,7
48	20. 6. 12	0,13	=	0,2167	1,67
49	20. 6. 12	0,1175	=	0,195	1,66
50	18. 6. 12	0,11	=	0,1867	1,7
51	18. 6. 12	0,11	=	0,1833	1,67
52	18. 6. 12	0,11	=	0,185	1,68
				Mittel	1,68

Da alle Kaliumchloridlösungen, für die ich i bestimmt habe, der Konzentration $0{,}1_{vn}$ GM nahe liegen, so wird man mit genügender Genauigkeit sagen können, daß auch für diese Konzentration der plasmolytische i_{vn}-Wert etwa gleich 1,685 sein würde. Nach Grüneisen (Landolt u. Börnstein, 1912, S. 285) ist die Dichte von $0{,}1_{vn}$ GM KCl $d\frac{18^0}{4^0} = 1{,}0034$. Daraus folgt mit den Formeln von Renner $0{,}1_{vn}$ GM KCl = $0{,}1004_{gn}$ GM und $0{,}1685_{vn}$ GM Zucker = $0{,}1748_{gn}$ GM. Demnach ist

$$i_{gn} = 1{,}74.$$

Nach Noyes und Falk (Landolt usw., 1912, S. 822) ist die molekulare Gefrierpunktserniedrigung E für $0{,}1_{gn}$ GM KCl = 3,451. Nach Roths Zahlen für Zucker kann man für $0{,}17_{gn}$ GM Zucker E = 1,875 setzen. Danach ist

$$i_{gn} = 1{,}84.$$

Nach Kohlrausch und Maltby (Landolt usw., 1912, S. 1102) ist für 18^0 und $0{,}1_{vn}$ GM KCl $\Lambda = 11{,}03$. Die Ionenbeweglichkeiten sind nach Kohlrausch bei 18^0 für K = 64,6; für Cl = 65,5, also ist $\Lambda_\infty = 130{,}1$. Demnach ist für $0{,}1_{vn}$ GM KCl

$$i = 1{,}86.$$

b) Kaliumbromid.

Ausgangslösung $0{,}25_{vn}$ GM KBr (Molekulargew. 119,02). Konzentrationsdifferenzen der Lösungen $0{,}0025_{vn}$ GM.

Die Durchlässigkeitsverhältnisse sind ganz so wie bei KNO_3 und KCl. Die Plasmolyse beginnt schon nach 15 Minuten zurückzugehen. In die permeabelsten Zellen wird in der ersten Stunde etwa 0,0075—0,01 GM aufgenommen.

Versuch	Datum	H_2O-Aufenthalt	Isotonische Lösungen KBr	Zucker	i
53	4. 7. 12	21 Stunden	0,14	= 0,235	1,68
54	4. 7. 12	21 „	0,115	= 0,1967	1,71
55	2. 7. 12	4 „	0,12	= 0,2017	1,68
56	3. 7. 12	1 Stunde	0,115	= 0,1966	1,7
57	4. 7. 12	2 Stunden	0,11	= 0,185	1,68
58	4. 7. 12	—	0,11	= 0,1867	1,69
59	3. 7. 12	—	0,12	= 0,2017	1,68
60	3. 7. 12	—	0,12	= 0,2017	1,68
					Mittel 1,69.

Die Umrechnung in Gewichtsnormalität kann ich nur angenähert durchführen; denn es fehlen mir Angaben über die Dichten der betr. Lösungen. Da aber, ebenso wie bei KNO_3 und KCl, die gewichtsnormalen Lösungen nur ganz wenig von den volumnormalen abweichen werden, so ist eine hinreichend genaue Berechnung von i doch möglich. $0{,}169_{vn}$ GM Zucker ist $0{,}17533_{gn}$ GM, also ist

$$i_{gn} = 1{,}74 \text{ bis } 1{,}75.$$

Nach Noyes und Falk (Landolt usw., 1912, S. 822) ist für $0{,}1_{gn}$ GM KBr E = 3,455. Mit Roths Zahlen für Zucker erhalte ich

$$i_{gn} = 1{,}84.$$

Aus den Leitfähigkeitsmessungen von Grüneisen und Steinwehr (1911) folgt für $0{,}1_{vn}$ GM $\Lambda = 114{,}22$. Λ_∞ ist nach den Zahlen Kohlrauschs für die Ionenbeweglichkeiten 131,6. Daraus folgt

$$i = 1{,}87.$$

c) Kaliumchlorat.

Ausgangslösung $0{,}25_{vn}$ GM $KClO_3$ (Molekulargew. 122,56). Konzentrationsdifferenzen der verwendeten Lösungen $0{,}0025_{vn}$ GM.

Die Permeabilitätsverhältnisse sind wie bei den früher behandelten Kaliumsalzen: die Plasmolyse geht bei den permeabelsten Zellen schon nach einer Viertelstunde zurück; in der ersten Stunde dringen etwa 0,0075 bis 0,005 GM Salz ein. Die Durchlässigkeit nimmt ganz ebenso wie bei den anderen Salzen ab.

Versuch	Datum	H_2O-Aufenthalt	Isotonische Lösungen $KClO_3$	Zucker	i
61	6. 7. 12	16 Stunden	0,11	= 0,1833	1,67
62	5. 7. 12	17 „	0,12	= 0,2	1,67
63	5. 7. 12	12 „	0,135	= 0,2233	1,65
64	5. 7. 12	12 „	0,115	= 0,1916	1,67
				Mittel	1,665.

Nach Ranken (Landolt usw., 1912, S. 285) interpoliert ist für $0{,}125_{vn}$ GM Salz die Dichte $d\,{}^{18^0}_{4^0} = 1{,}008$. Also ist $0{,}125_{vn}$ GM $= 0{,}1259_{gn}$ GM. Isosmotisch mit $0{,}125_{vn}$ GM ist $0{,}2081_{vn}$ GM oder $0{,}2178_{gn}$ GM Zucker. Demnach ist

$$i_{gn} = 1{,}73.$$

Nach Jahn (Landolt usw., 1912, S. 806) ist für $0{,}1256_{gn}$ GM Salz die molekulare Depression $E = 3{,}317$. Aus Roths Zahlen für Zucker folgt

$$i_{gn} = 1{,}75.$$

Nach Grüneisen und Steinwehr (1911) ist für $0{,}1_{vn}$ GM $\Lambda = 99{,}19$ und interpoliert für $0{,}125_{vn}$ GM Λ ungefähr gleich 97. Nach Kohlrausch ist $\Lambda_\infty = 119{,}6$. Also ist für $0{,}125_{vn}$ GM Salz

$$i = 1{,}81.$$

d) Kaliumsulfat.

Ausgangslösung $0{,}125_{vn}$ GM K_2SO_4 (Molekulargew. 174,36). Konzentrationsdifferenzen der verwendeten Lösungen: 0,0025 oder 0,00125 GM.

Auch für dieses Salz besteht eine gewisse Durchlässigkeit, doch ist sie geringer als für die bisher besprochenen Kaliumsalze. Der Rückgang der Plasmolyse beginnt nach 15—30 Minuten und die Permeabilität nimmt allmählich ab. Längere Wässerung der Plättchen setzt sehr häufig, doch nicht immer, die Durchlässigkeit für das Salz stark herab: es kommt dann nicht selten vor, daß die Zellen wohl noch für Kalisalpeter, nicht mehr aber für das Sulfat durchlässig sind.

Versuch	Datum	H_2O-Aufenthalt	Isotonische Lösungen K_2SO_4	Zucker	i
65	14. 6. 12	15 Stunden	0,07875	= 0,17375	2,21
66	13. 6. 12	29 „	0,07625	= 0,1675	2,2
67	14. 6. 12	16 „	0,075	= 0,165	2,2
68	13. 6. 12	12 „	0,0825	= 0,18125	2,2
69	12. 6. 12	6 „	0,0725	= 0,15875	2,19
				Mittel	2,2.

Nach Grüneisen (1905, S. 245) und den Zahlen bei Landolt usw. (1912, S. 256) interpoliert ist die Dichte $d\,\frac{18^0}{4^0}$ von $0{,}075_{vn}$ GM = 1,009. Daraus erhält man $0{,}075_{vn}$ GM = $0{,}07531_{gn}$ GM. Ferner ist $0{,}165_{vn}$ GM Zucker (die mit $0{,}075_{vn}$ GM isotonische Lösung) gleich $0{,}171_{gn}$ GM. Demnach ist

$$i_{gn} = 2{,}27.$$

Nach Noyes und Falk (Landolt usw., S. 822) sind die wahrscheinlichsten Werte E für K_2SO_4:

GM	G-Äquiv.	E
0,025	= 0,05	4,776
0,05	= 0,1	4,568
0,1	= 0,2	4,324
0,15	= 0,3	4,162
0,2	= 0,4	4,044.

Durch graphische Interpolation erhalte ich aus diesen Zahlen E für $0{,}075_{gn}$ GM = 4,434, also kann man für $0{,}07521_{gn}$ E gleich 4,43 setzen.

Mit Roths Werten für Zucker (E = 1,875) bekommt man:

$$i_{gn} = 2{,}36.$$

Nach Grüneisen und Steinwehr (1911) ist für

GM	G-Äquiv.	Λ	α berechnet mit $\Lambda_\infty = 132{,}6$	i
0,05	= 0,1	94,93	0,7159	2,4318
0,1	= 0,2	87,76	0,6618	2,3236

Daraus folgt durch Interpolation für $0{,}075_{vn}$ GM

$$i = 2{,}38.$$

2. Natriumsalze.

a) Natriumnitrat.

Ausgangslösung $0{,}25_{vn}$ GM $NaNO_3$ (Molekulargew. 85,01). Konzentrationsdifferenzen der Lösungen $0{,}0025_{vn}$ GM.

Auch für dieses Salz sind die Zellen permeabel, doch, scheint's, ein wenig geringer als für Kaliumnitrat: in der ersten Stunde wurde bei den durchlässigsten etwa 0,0025 bis 0,005 GM Salz durchgelassen. Nur bei diesen begann der Rückgang der Plasmolyse nach meinen Beobachtungen schon nach 15 Minuten, sonst erst etwas später. Bei längerer Fortsetzung der Versuche nahm die Durchlässigkeit nach einiger Zeit ab, nach ähnlicher Kurve wie bei den Kalisalzen.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen $NaNO_3$	Zucker	i
70	9. 7. 12	19 Stunden	0,11	= 0,182	1,65
71	10. 7. 12	18 "	0,11	= 0,182	1,65
72	9. 7. 12	22 "	0,115	= 0,1883	1,64
73	9. 7. 12	12 "	0,1175	= 0,1967	1,67
				Mittel	1,65.

Nach Grüneisen (Landolt usw., 1912, S. 285) ist die Dichte einer $0{,}1_{vn}$GM Lösung $d\frac{18^0}{4^0} = 1{,}0045$. Mit Hilfe dieses Wertes findet man, daß $0{,}1_{vn}$GM $NaNO_3$ gleich ist $0{,}1004_{gn}$GM. Ferner ist $0{,}165_{vn}$GM Zucker = $0{,}171_{gn}$GM, also

$$i_{gn} = 1{,}7.$$

Nach Noyes und Falk (Landolt usw., 1912, S. 822) ist der wahrscheinlichste Wert von E für $0{,}1_{gn}$GM = 3,393. Nach Roths Zahlen für Zucker wäre also

$$i_{gn} = 1{,}8.$$

Nach Roth (1912, S. 609) ist freilich E für $0{,}1_{gn}$GM $NaNO_3$ = 3,415; danach wäre

$$i_{gn} = 1{,}82.$$

Nach Kohlrausch und Maltby (Landolt usw., 1912, S. 1102) ist für $0{,}1_{gn}$GM $\Lambda = 87{,}24$. Λ_∞ ist 105,2, also ist

$$i = 1{,}83.$$

b) Chlornatrium.

Ausgangslösung $0{,}25_{vn}$ GM (Molekulargew. 58,46). Konzentrationsdifferenzen der Lösungen $0{,}0025_{vn}$ GM.

Die Permeabilitätsverhältnisse entsprechen in allen Stücken fast völlig denen für Kalisalpeter. In der ersten Stunde permeieren etwa 0,005 bis 0,0075 GM Salz, also, scheint's, etwas weniger als bei diesem. Auch Wässerung beeinflußt wie bei Salpeter.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen NaCl	Zucker	i
74	9. 7. 12	22 Stunden	0,115	= 0,1883	1,64
75	10. 7. 12	18 "	0,11	= 0,182	1,65
76	10. 7. 12	19 "	0,11	= 0,182	1,65
				Mittel	1,65.

Es ist $0{,}12_{vn}$GM NaCl = 0,12038 GM und $0{,}198_{vn}$GM Zucker (isotonisch mit $0{,}12_{vn}$ GM NaCl) = $0{,}2061_{gn}$ GM, also ist

$$i_{gn} = 1{,}71.$$

Nach Noyes und Falk (Landolt usw., 1912, S. 822) ist E für $0{,}1_{gn}$ GM = 3,478 und für $0{,}2_{gn}$ = 3,424, daraus folgt durch Interpolation für $0{,}12038_{gn}$ GM E = 3,458. Nach Roth ist E für Zucker 1,88, also

$$i_{gn} = 1{,}84.$$

Nach Kohlrausch und Maltby (Landolt usw., 1912, S. 1102) ist für $0{,}1_{vn}$ GM NaCl $\Lambda = 92{,}02$, für $0{,}2_{vn}$ GM $\Lambda = 87{,}73$. Λ_{∞} ist gleich 109, also ist i für $0{,}1_{vn}$ GM = 1,844 und für $0{,}2_{vn}$ GM = 1,8. Daraus ergibt sich für $0{,}12_{vn}$

$$i = 1{,}83.$$

3. Lithiumsalze.

a) Lithiumnitrat.

Ausgangslösung $0{,}0025_{vn}$ GM (Molekulargew. 69,01). Konzentrationsdifferenzen der Lösungen $0{,}0025_{vn}$ GM. Zur Prüfung diente das Präparat $LiNO_3$ „entwässert Kahlbaum".

Auch für dieses Salz sind die Zellen permeabel, doch wesentlich weniger als für Salpeter. In der ersten Stunde permeieren etwa 0,0025 GM Salz. Die Plasmolyse ging entweder schon 15 Minuten nach Versuchsbeginn zurück oder wurde auch noch während der zweiten Versuchsviertelstunde verstärkt. Aufenthalt der Plättchen in Wasser setzte die Durchlässigkeit nur sehr wenig herab. Die Durchlässigkeit auch für dieses Salz scheint nach einiger Zeit abzunehmen, doch habe ich das nicht näher verfolgt.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen			i
			$LiNO_3$		Zucker	
77	10. 8. 12	16 Stunden	0,115	=	0,203	1,77
78	10. 8. 12	6 „	0,1325	=	0,23	1,74
79	12. 8. 12	10 „	0,12	=	0,2083	1,74
80	12. 8. 12	10 „	0,14	=	0,2417	1,73
81	10. 8. 12	—	0,13	=	0,225	1,73
82	9. 8. 12	—	0,12	=	0,2117	1,76
83	10. 8. 12	—	0,13	=	0,23	1,77
84	10. 8. 12	—	0,145	=	0,2567	1,77
					Mittel	1,75.

Nach Grüneisen (Landolt usw., 1912, S. 285) ist die Dichte für $0{,}1_{vn}$ GM Salz $d\,\frac{18^0}{4^0} = 1{,}0028$. Nach den Dichten für andere Konzentrationen, ebenda, S. 274, wird man die für 0,12 GM mit genügender Genauigkeit etwa zu 1,0035 annehmen dürfen. Sonach wäre $0{,}12_{vn}$ GM $LiNO_3$ = $0{,}1206_{gn}$ GM. Da weiter die mit $0{,}12_{vn}$ GM $LiNO_3$ isotonische Zuckerlösung $0{,}21_{vn}$ GM = $0{,}22_{gn}$ GM ist, so folgt

$$i_{gn} = 1{,}83.$$

Für die molekularen Depressionen verfüge ich nicht über ganz genaue Angaben. Nach Landolt usw. (1912, S. 810) wird man E von $0{,}1206_{gn}$ GM etwa zu 3,35 oder ein wenig größer, aber kleiner als 3,4 annehmen müssen. Mit Roths Zahlen für Zucker (E = 1,89) würde folgen

$$i_{gn} = 1{,}77 \text{ bis } 1{,}8.$$

Nach Kohlrausch und Maltby (Landolt usw., 1912, S. 810) ist für $0{,}1_{vn}$ GM Salz $\Lambda = 79{,}19$, für 0,2 GM = 75,01. Λ_{∞} ist 95,1; also ist für $0{,}12_{vn}$ GM ungefähr

$$i = 1{,}82.$$

b) Lithiumchlorid.

Alles wie bei dem Nitrat (Molekulargew. 42,46). Falls Unterschiede in der Durchlässigkeit zwischen beiden Salzen vorkommen, so sind sie von so kleiner Größenordnung, daß sie nur durch einen sehr genauen Vergleich beider Salze untereinander zu erkennen sein werden.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen LiCl		Zucker	i
85	7. 8. 12	18 Stunden	0,13	=	0,225	1,73
86	8. 8. 12	22 „	0,145	=	0,255	1,76
87	9. 8. 12	22 „	0,12	=	0,2083	1,73
88	8. 8. 12	10 „	0,12	=	0,203	1,7
89	7. 8. 12	10 „	0,15	=	0,26	1,73
90	6. 8. 12	10 „	0,14	=	0,2417	1,73
91	6. 8. 12	10 „	0,11325	=	0,23	1,73
					Mittel	1,73.

Nach Grüneisen (1905, S. 246) ist die Dichte von $0{,}1_{vn}$ GM $d\,\frac{18^0}{4^0} = 1{,}0012$. Die Dichte von 0,12 GM wird man zu 1,002 annehmen können. Also würde $0{,}12_{vn}$ GM = $0{,}12037_{gn}$ GM LiCl sein. Die 0,12 GM Salz entsprechende Zuckerlösung ($0{,}2076_{vn}$ GM) ist $0{,}2172_{gn}$ GM, also

$$i_{gn} = 1{,}8.$$

Nach Noyes und Falk (Landolt usw., 1912, S. 822) ist für $0{,}1_{gn}$ GM LiCl die molekulare Erniedrigung = 3,525. Die ebenda (S. 809) für verschiedene Konzentrationen bestimmten E-Werte stimmen nicht sehr gut zusammen. Man wird für 0,1202 GM E gleich 3,5 bis 3,53 setzen müssen. Mit Roths Wert für Zucker (E = 1,88) ist

$$i_{gn} = 1{,}85 \text{ bis } 1{,}87.$$

Nach Kohlrausch und Maltby (Landolt usw., 1912, S. 1102) ist für $0{,}1_{vn}$ GM LiCl $\Lambda = 82{,}42$ und für 0,2 $\Lambda = 77{,}93$. Λ_{∞} ist gleich 98,9; also ist für $0{,}12_{vn}$ GM

$$i = 1{,}81 \text{ bis } 1{,}82.$$

4. Magnesiumsalze.

a) Magnesiumsulfat.

Ausgangslösung $0{,}333_{vn}$ GM $MgSO_4$ (Molekulargew. 120,4). Konzentrationsdifferenzen der Lösungen $0{,}00333_{vn}$ GM.

Eine Durchlässigkeit, auch nur in ganz geringem Maße, habe ich bei meinen Versuchen mit diesem Salze und den verwendeten, den plasmolytischen Grenzkonzentrationen nahe liegenden Lösungen niemals feststellen können. Das plasmolytische Gleichgewicht wird, wie bei allen geprüften Magnesiumsalzen, erst 30—40 Minuten nach Versuchsbeginn erreicht.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen $MgSO_4$		Zucker	i
92	18. 4. 12	23 Stunden	0,19	=	0,193	1,02
93	18. 4. 12	24 „	0,19	=	0,193	1,02
94	19. 4. 12	10 „	0,19	=	0,193	1,02
95	19. 4. 12	17 „	0,23	=	0,23	1,0
96	4. 5. 12	23 „	0,203	=	0,203	1,0
						Mittel 1,01.

Nach Grüneisen (Landolt usw., 1912, S. 285) ist für

0,5 GM	$d\,\frac{18^0}{4^0} = 1{,}0574$
0,25 „	„ $= 1{,}0286$
0,1 „	„ $= 1{,}0108$,

daraus folgt durch Interpolation mit genügender Genauigkeit für $0{,}2_{vn}$ GM $d\,\frac{18^0}{4^0} =$ 1,0227. Mit diesem Wert erhält man für $0{,}2_{vn}$ GM Salz eine Gewichtsnormalität von $0{,}2003_{gn}$ GM. Dem entspricht umgerechnet $0{,}211_{gn}$ GM Zucker, also ist

$$i_{gn} = 1{,}05.$$

Nach Noyes und Falk (Landolt usw., 1912, S. 822) ist E für $0{,}2_{gn}$ etwa gleich 2,074. Unter Zugrundelegung von Roths Werten für E bei Zucker wäre

$$i_{gn} = 1{,}1.$$

Nach Grüneisen und Steinwehr (Landolt usw., 1912, S. 1103) ist für $0{,}1_{vn}$ GM $\Lambda = 43{,}2$, für $0{,}5_{vn}$ $\Lambda = 28{,}91$; daraus folgt durch Interpolation für $0{,}2_{vn}$ GM $\Lambda = 37{,}2$. Λ_∞ ist gleich 113, also ist für $0{,}2_{vn}$ GM

$$i = 1{,}329.$$

Dieser Wert stimmt also gar nicht mit den anderen i-Werten überein!

b) Magnesiumchlorid.

Ausgangslösung $0{,}25_{vn}$ GM (Molekulargew. 95,3). Verwendet wurde das kristallisierte Salz, natürlich unter Berücksichtigung des Kristallwassers. Konzentrationsdifferenzen der Lösungen $0{,}0025_{vn}$ GM.

Eine Durchlässigkeit für dieses Salz besteht für die benutzten Lösungen nicht.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen $MgCl_2$		Zucker	i
97	24. 4. 12	21 Stunden	0,065	=	0,16	2,46
98	24. 4. 12	27 "	0,07	=	0,167	2,39
99	24. 4. 12	26 "	0,065	=	0,16	2,46
100	25. 4. 12	17 "	0,0725	=	0,167	2,3
101	25. 4. 12	16 "	0,075	=	0,18	2,4
102	25. 4. 12	16 "	0,085	=	0,2133	2,5
103	3. 5. 12	18 "	0,0825	=	0,1933	2,34
104	3. 5. 12	16 "	0,0825	=	0,195	2,36
105	3. 5. 12	16 "	0,08	=	0,1883	2,34
106	22. 4. 12	—	0,08	=	0,193	2,41
107	24. 4. 12	—	0,08	=	0,1867	2,33
108	25. 4. 12	—	0,0925	=	0,22	2,38
109	3. 5. 12	—	0,0975	=	0,23	2,36
					Mittel	2,39.

Nach Grüneisen (1905, S. 246) ist für $0{,}5_{vn}$ GM $d\,\frac{18^0}{4^0} = 1{,}0373$, für 0,1 GM $d\,\frac{18^0}{4^0} = 1{,}00666$ und für 0,0125 GM $d\,\frac{18^0}{4^0} = 0{,}99971$. Man wird also für $0{,}075_{vn}$ GM interpolieren dürfen $d\,\frac{18^0}{4^0} = 1{,}0047$. $0{,}075_{vn}$ GM $MgCl_2$ = $0{,}07519_{gn}$ GM ist isosmotisch $0{,}17925_{vn}$ GM Zucker oder $0{,}1869_{gn}$ GM; also ist

$$i_{gn} = 2{,}49.$$

Nach Noyes und Falk (Landolt usw., 1912, S. 822) sind folgende molekularen Erniedrigungen die wahrscheinlichsten:

	für 0,025	0,05	0,1 GM
E =	5,032	4,974	4,938

Durch graphische Interpolation erhalte ich für $0{,}075_{vn}$ GM E = 4,95. Mit Roth Zahlen für Zucker (E = 1,875) ist

$$i_{gn} = 2{,}64.$$

Nach Kohlrausch und Grüneisen (Landolt usw., 1912, S. 1103) ist für

	0,025	0,05	0,1 GM
Λ =	88,48	83,42	77,96
α =		0,755	0,7
i =		2,51	2,4;

demnach ist für $0{,}075_{vn}$ GM

$$i = 2{,}45.$$

c) Magnesiumnitrat.

Ausgangslösung $0{,}25_{vn}$ GM (Molekulargew. 148,44). Verwendet wurde teils das Präparat „pur. krist. Merck", teils eine $^1/_4$-Normallösung, die ich aus besonderen Gründen direkt von Kahlbaum bezogen habe. Konzentrationsdifferenzen der Lösungen $0{,}0025_{vn}$ GM.

Eine auch nur geringe Permeabilität habe ich nicht beobachtet.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen $Mg(NO_3)_2$		Zucker	i
110	2. 5. 12	16 Stunden	0,0675	=	0,16	2,37
111	2. 5. 12	17 „	0,0825	=	0,2067	2,5
112	1. 5. 12	10 „	0,1025	=	0,2567	2,5
113	1. 5. 12	10 „	0,0975	=	0,243	2,49
114	1. 5. 12	10 „	0,1	=	0,253	2,53
115	7. 6. 12	10 „	0,1	=	0,24	2,4
116	8. 6. 12	6 „	0,09	=	0,2167	2,41
117	7. 6. 12	6 „	0,09	=	0,213	2,36
118	7. 6. 12	—	0,0925	=	0,23167	2,5
119	7. 6. 12		0,09	=	0,2167	2,41
						Mittel 2,42.

Die Dichte $d\,\frac{18^0}{4^0}$ von $0{,}1_{vn}$ GM ist nach Landolt usw. (1912) gleich 1,0098, demnach ist $0{,}1_{vn}$ GM Salz = $0{,}1005_{gn}$ GM. Die isotonische Zuckerlösung ist $0{,}242_{vn}$ GM oder $0{,}2552_{gn}$ GM; folglich ist

$$i_{gn} = 2{,}54.$$

Nach Landolt usw. (1912, S. 810) ist für $0{,}1_{vn}$ GM E etwa gleich 4,82. Also ist nach Roths E für Zucker (1,89)

$$i_{gn} = 2{,}55.$$

Ich finde bei Landolt usw. (1912, S. 1107) nach Heydweiller für $0{,}1_{vn}$ GM (= 0,2 G.-Äquiv.) $\Lambda = 76{,}3$; Λ_∞ ist gleich 106,7. Danach wäre

$$i = 2{,}43.$$

5. Strontiumsalze.

a) Strontiumnitrat.

Ausgangslösung $0{,}25_{vn}$ GM (Molekulargew. 211,68). Präparat Kahlbaum „wasserfrei". Konzentrationsdifferenzen der Lösungen 0,0025 GM. Das plasmolytische Gleichgewicht wird erst 30 bis 40 Minuten nach Versuchsbeginn erreicht.

Die Zellen sind für die verwendeten Lösungen, die den plasmolytischen Grenzkonzentrationen nahe liegen, völlig oder fast völlig

impermeabel! Nur zweimal sah ich bei meinen Versuchen einen ganz geringen Rückgang der Plasmolyse.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen $Sr(NO_3)_2$	Zucker	i
120	4. 6. 12	5 Stunden	0,1175	= 0,265	2,25
121	22. 5. 12	5 „	0,1	= 0,23	2,3
122	23. 5. 12	5 „	0,1125	= 0,253	2,25
123	3. 6. 12	5 „	0,11	= 0,248	2,255
124	3. 6. 12	5 „	0,1225	= 0,2817	2,3
125	4. 6. 12	5 „	0,1225	= 0,275	2,24
126	4. 6. 12	5 „	0,12	= 0,27	2,25
127	5. 6. 12	5 „	0,13	= 0,2917	2,24
128	5. 6. 12	5 „	0,1175	= 0,258	2,2
					Mittel 2,25.

$0{,}225_{vn}$ GM Zucker ist $0{,}2362_{gn}$ GM. Die Dichte für die entsprechende Sr-Lösung finde ich in der Literatur nicht angegeben. Da sie aber sehr klein ist, so liegt $0{,}1_{vn}$ GM der gewichtsnormalen äußerst nahe. Sonach ist

$$i_{gn} = 2{,}35.$$

Bei Landolt usw. (1912, S. 814 nach Jones und Pearce, wohl etwas zu hoch!) finde ich einen Wert für E nur angegeben bei $0{,}075_{vn}$ GM zu 4,66. Eine genauere Berechnung ist also nicht möglich. Legt man für 0,1 GM den Wert 4,6 zugrunde, was der Wahrheit wohl ziemlich nahe kommt, so wäre nach Roth (E = 1,89 für Zucker)

$$i_{gn} = 2{,}43.$$

Nach Kohlrausch und Grüneisen (Landolt usw., 1912, S. 1104) ist für $0{,}1_{vn}$ GM $\Lambda = 73{,}8$. Λ_∞ ist gleich 112,7. Danach wäre

$$i = 2{,}31.$$

b) Strontiumchlorid.

Ausgangslösung $0{,}25_{vn}$ GM (Molekulargew. + $6\,H_2O$ = 266,596). Konzentrationsdifferenzen der Lösungen 0,0025 GM. Die Plasmolyse kommt erst 30—40 Minuten nach Versuchsbeginn zum Stillstande.

Ich habe bei meinen Versuchen keine Permeabilität für die verwendeten Lösungen beobachtet.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen $SrCl_2$	Zucker	i
129	20. 5. 12	6 Stunden	0,09	= 0,2167	2,41
130	21. 5. 12	4 „	0,085	= 0,2067	2,43
131	21. 5. 12	1½ „	0,095	= 0,223	2,35
132	20. 5. 12	—	0,1	= 0,2417	2,42
133	21. 5. 12	—	0,09	= 0,2167	2,41
134	21. 5. 12	—	0,105	= 0,253	2,41
					Mittel 2,405.

Nach den bei Landolt usw. (1912, S. 258 ff.) mitgeteilten Zahlen kann man $0{,}1_{vn}$ GM etwa gleich $0{,}1016_{gn}$ GM setzen. Man erhält für i

$$i_{gn} = 2{,}49.$$

Nach Noyes und Falk (Landolt usw., 1912, S. 822) ist für $0{,}1_{gn}$ GM E = 4,84; nach Roths Wert für Zucker (E = 1,895) ist

$$i_{gn} = 2{,}55.$$

Nach Kohlrausch und Grüneisen ist für 0,1 GM $\Lambda = 85{,}1$ (Landolt usw., 1912, S. 1104). Λ_{∞} ist 116,5; also $\alpha = 0{,}73$ und

$$i = 2{,}46.$$

6. Kalziumsalze.

a) Kalziumchlorid.

Ausgangslösung $0{,}25_{vn}$ GM (Molekulargew. + 6 H_2O = 219,096, ohne H_2O = 111,01). Konzentrationsdifferenzen der Lösungen $0{,}0025_{vn}$ GM.

Ich habe keine Permeabilität für das Salz bei den verwendeten Konzentrationen wahrgenommen. Das plasmolytische Gleichgewicht wird erst 30—40 Minuten nach Versuchsbeginn erreicht.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen $CaCl_2$	Zucker	i
135	13. 5. 12	46 Stunden	0,08	= 0,1883	2,35
136	13. 5. 12	41 „	0,08	= 0,1883	2,35
137	15. 5. 12	17 „	0,085	= 0,203	2,39
138	13. 5. 12	41 „	0,0775	= 0,183	2,36
139	15. 5. 12	16 „	0,085	= 0,203	2,39
140	6. 6. 12	16 „	0,0975	= 0,23	2,36
141	6. 6. 12	18 „	0,095	= 0,223	2,35
142	11. 5. 12	—	0,0975	= 0,23	2,36
143	13. 5. 12	—	0,0825	= 0,195	2,36
144	14. 5. 12	—	0,0875	= 0,21	2,4
145	15. 5. 12	—	0,0725	= 0,1717	2,37
146	14. 5. 12	—	0,0925	= 0,2217	2,4
				Mittel	2,37.

Nach den bei Landolt usw. (1912, S. 254 ff.) gegebenen Werten für die Dichte der Lösungen dieses Salzes kann man setzen $d\,\frac{18^0}{4^0}$ für $0{,}08_{vn}$ GM = 1,007. Damit berechnet sich die Lösung $0{,}08_{vn}$ GM Salz zu $0{,}08015_{gn}$ GM. Die damit isotonische Rohrzuckerlösung $0{,}1896_{vn}$ GM ist gleich $0{,}1971_{gn}$ GM, demnach ist

$$i_{gn} = 2{,}46.$$

Nach Noyes und Falk (Landolt usw., 1912, S. 822) ist für $0{,}05_{gn}$ GM E = 4,886, für 0,1 GM E = 4,832; also durch Interpolation für $0{,}08_{gn}$ GM 4,85. Also ist nach Roths E für Zucker (1,875)

$$i_{gn} = 2{,}59.$$

Nach Grüneisen und Steinwehr (1911) ist für $0{,}05_{vn}$ GM $\Lambda = 88{,}19$, für $0{,}1_{vn}$ GM $\Lambda = 82{,}79$; Λ_∞ ist 116,5; also ist i = 2,514 resp. 2,4212. Interpoliert folgt für $0{,}08_{vn}$ GM

$$i_{vn} = 2{,}45 \text{ bis } 2{,}46.$$

b) Kalziumnitrat.

Alles wie beim Chlorid (Molekulargew. + $4\,H_2O$ = 236,244, ohne H_2O = 164,11).

Permeabilität besteht nach meinen Beobachtungen nicht.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen $Ca(NO_3)_2$	Zucker	i
147	16. 5. 12	18 Stunden	0,0775	= 0,183	2,36
148	16. 5. 12	18 „	0,08	= 0,183	2,29
149	16. 5. 12	17 „	0,08	= 0,1883	2,35
150	17. 5. 12	12 „	0,1	= 0,23	2,3
151	15. 5. 12	—	0,0925	= 0,21167	2,29
152	15. 5. 12	—	0,0875	= 0,2	2,29
153	17. 5. 12	—	0,0975	= 0,2267	2,3
154	6. 6. 12	—	0,0975	= 0,23	2,36
155	6. 6. 12	—	0,095	= 0,223	2,34
				Mittel	2,32.

Nach den Zahlen von Jones (Landolt usw., 1912, S. 286) ist die Dichte $d\,\frac{17{,}5^0}{4{,}0^0}$ einer 0,1 GM-Lösung etwa zu 1,0128 anzunehmen. Dann ist $0{,}1_{vn}$ GM etwa gleich $0{,}10036_{gn}$ GM. Die isotonische Zuckerlösung $0{,}232_{vn}$ GM ist gleich $0{,}2442_{gn}$ GM. Demnach ist

$$i_{gn} = 2{,}43.$$

Nach Landolt usw. (1912, S. 804) ist die molekulare Erniedrigung für $0{,}121_{gn}$ GM = 4,55; nach Roth (E = 1,895 für Zucker) ist

$$i_{gn} = 2{,}4.$$

Nach Kohlrausch und Grüneisen (Landolt usw., 1912, S. 1104) ist für $0{,}1_{vn}$ GM Salz $\Lambda = 75{,}94$. Λ_∞ ist gleich 112,7; danach ist

$$i = 2{,}35.$$

7. Bariumsalze.

a) Bariumnitrat.

Ausgangslösung $0{,}25_{vn}$ GM (Molekulargew. 261,48). Konzentrationsdifferenzen der Lösungen $0{,}0025_{vn}$ GM.

Das Salz wird auch nur in geringer Menge bei den verwendeten Konzentrationen nicht durchgelassen, das plasmolytische Gleichgewicht bei den Bariumsalzen nicht vor 30—50 Minuten nach Versuchsbeginn angenommen. 1—1½ Stunden nach Versuchsbeginn fangen die Zellen an abzusterben, ohne daß die Permeabilität zuvor erhöht worden wäre.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen $Ba(NO_3)_2$	Zucker	i
156	8. 5. 12	24 Stunden	0,0875	= 0,1867	2,113
157	8. 5. 12	24 „	0,0925	= 0,1867	2,02
158	8. 5. 12	22 „	0,095	= 0,2067	2,18
159	9. 5. 12	23 „	0,09	= 0,195	2,17
160	9. 5. 12	18 „	0,0925	= 0,2	2,16
161	10. 5. 12	16 „	0,1125	= 0,243	2,16
162	11. 5. 12	16 „	0,1175	= 0,253	2,15
163	9. 5. 12	—	0,095	= 0,205	2,16
					Mittel 2,14.

Nach Landolt usw. (1912, S. 254) ist die Dichte d $\frac{17{,}5^0}{4{,}0^0}$ einer Lösung von 2 % = 1,0157, einer solchen von 3 % = 1,0241. Interpoliert folgt für 2,614 % (= $0{,}1_{vn}$ GM) = 1,02086. Daraus berechnet sich $0{,}1_{vn}$ GM zu $0{,}1004_{gn}$ GM. $0{,}214_{vn}$ GM Zucker sind $0{,}224_{gn}$ GM, also ist

$$i_{gn} = 2{,}23.$$

Nach Landolt usw. (1912, S. 803) ist für $0{,}075_{vn}$ GM E = 4,36, für $0{,}15_{vn}$ GM E = 3,996. Durch graphische Interpolation folgt für $0{,}1_{vn}$ GM E = 4,19. Daraus erhalte ich mit Roths E = 1,89 für Zucker

$$i_{gn} = 2{,}22.$$

Nach Grüneisen und Kohlrausch (Landolt usw., 1912, S. 1103) ist für $0{,}1_{vn}$ GM $\Lambda = 70{,}18$. Λ_∞ ist gleich 116,7. Demnach ist

$$i = 2{,}20.$$

b) Bariumchlorid.

Alles wie bei Bariumnitrat (Molekulargew. + $2\,H_2O$ = 244,332). Das Salz wirkt viel langsamer giftig als das Nitrat.

Auch für dieses Salz habe ich eine auch nur geringe Durchlässigkeit nicht beobachten können.

Versuch	Datum	In Wasser	Isotonische Lösungen $BaCl_2$	Zucker	i
164	7. 5. 12	17 Stunden	0,085 =	0,195	2,293
165	7. 5. 12	12 "	0,09 =	0,2067	2,3
166	8. 5. 12	16 "	0,085 =	0,195	2,294
167	8. 5. 12	12 "	0,1 =	0,23	2,3
168	6. 5. 12	—	0,1 =	0,235	2,35
169	6. 5. 12	—	0,0925 =	0,2133	2,31
170	6. 5. 12	—	0,105 =	0,245	2,33
				Mittel	2,31.

Nach Landolt usw. (1912, S. 254) interpoliert ist $d\frac{18^0}{4^0}$ für 0,1 GM (= 2,08 %) 1,017. Mit diesem Werte berechnet sich $0{,}1_{vn}$ GM = $0{,}10024_{gn}$ GM. Die damit isotonische Zuckerlösung $0{,}2311_{vn}$ GM ist gleich $0{,}243_{gn}$ GM. Demnach ist

$$i_{gn} = 2{,}42.$$

Nach Noyes und Falk (Landolt usw., 1912, S. 822) ist der wahrscheinlichste Wert für E bei $0{,}1_{gn}$ GM 4,66. Nach Roths E für Zucker (E = 1,895) ist also

$$i_{gn} = 2{,}46.$$

Nach Kohlrausch und Grüneisen (Landolt usw., 1912, S. 1103) ist für $0{,}1_{vn}$ GM Salz $\Lambda = 85{,}18$. Λ_∞ ist gleich 120,5. Demnach ist

$$i = 2{,}414.$$

Ich habe alle von mir plasmolytisch gemessenen isotonischen Koeffizienten mit denen, die sich für die gleichen Konzentrationen aus den Gefrierpunktserniedrigungen (und aus den Leitfähigkeiten) berechnen lassen, in der folgenden Tabelle (S. 602) zusammengestellt[1]) und darin auch die von De Vries früher ermittelten Koeffizienten aufgenommen, die freilich, wie schon S. 554 u. 565 ausgeführt wurde, auf Genauigkeit keinen Anspruch machen und zudem auf einem recht unsicheren Wert für Rohrzucker (1884 für *Rhoeo* S. 453 1,86; S. 479 1,95; S. 479 u. S. 512 1,88?) sich gründen. Man sieht daraus:

1. Alle Salze, für die die Protoplasten nachweisbar durchlässig sind, geben bei Plasmolyseversuchen isotonische Koeffizienten, die kleiner sind als die aus Δ (und die aus Λ) errechneten. Die Unterschiede zwischen i aus Δ und i aus den Plasmolyseversuchen

---

1) Bei der Verwendung meiner plasmolytischen Koeffizienten ist natürlich stets zu beachten, daß sie nur für solche Salzkonzentrationen gelten, für die sie gemessen worden sind. Anderen Konzentrationen entsprechen selbstverständlich auch andere Koeffizienten, die nur durch direkte Messungen ermittelt werden können.

A. Salze, für die die *Rhoeo*-Zellen durchlässig sind:

Salz	aus Plasmolyse i_{vn}	aus Plasmolyse i_{gn}	aus Δ [1] i_{gn}	[aus Λ [1]] i_{vn}	De Vries aus Plasmolyse (bestimmt KNO_3-Werte, dividiert durch 1,88) i_{vn}	
KNO_3 . . .	1,64	1,69	1,78	1,829	1,6 (1888)	1,6 (1884)
KCl . . .	1,68	1,74	1,84	1,86	1,64 (1889)	
KBr . . .	1,69	1,74 bis 1,75	1,84	1,87		
$KClO_3$ . .	1,67	1,73	1,75	1,81		
K_2SO_4 . .	2,2	2,27	2,36	2,38		
$NaNO_3$ . .	1,65	1,7	1,8 bis 1,82	1,83	1,6 (1888)	
NaCl . . .	1,65	1,71	1,84	1,83	1,6 (1888)	
$LiNO_3$ . .	1,75	1,83 (?)	1,77 bis 1,8	1,82		
LiCl . . .	1,73	1,8	1,85 bis 1,87	1,81 bis 1,82	1,73 (1889)	

B. Salze, für die ich auf plasmolytischem Wege eine Durchlässigkeit nicht beobachten konnte:

Salz	aus Plasmolyse i_{vn}	aus Plasmolyse i_{gn}	aus Δ i_{gn}	[aus Λ] i_{vn}	De Vries i_{vn}	
a)						
$MgSO_4$ . .	1,01	1,05	1,1	1,329	1,04 (1888)	1,13 (1889)
$Mg(NO_3)_2$.	2,42	2,54	2,55	2,43		
$Ca(NO_3)_2$ . .	2,32	2,43	2,4	2,35	2,24 (1889)	
$Ba(NO_3)_2$ . .	2,14	2,23	2,22	2,2		
b)						
$BaCl_2$ . . .	2,31	2,42	2,46	2,414		
$MgCl_2$ . . .	2,39	2,49	2,64	2,45	2,3 (1888)	2,52 (1889)
$Sr(NO_3)_2$ . .	2,25	2,35	2,43 (?)	2,31		
$SrCl_2$ . . .	2,405	2,49	2,55	2,46	2,44 (1889)	
$CaCl_2$ . . .	2,37	2,46	2,59	2,45 bis 2,46	2,3 (1888)	2,52 (1889)

---

1) Die i-Werte aus Δ und aus Λ, wie sie hier mitgeteilt sind, lassen sich untereinander natürlich nicht vergleichen, 1. weil ich bei der Berechnung aus Δ $\left(i = \frac{E}{E_z}\right)$ das Verhältnis der molekularen Erniedrigungen der Salz- und Rohrzuckerlösungen, nicht aber der molekularen Erniedrigungen der Salzlösungen zur molekularen Erniedrigung des Lösungsmittels (E = 1,86) genommen habe, und 2. weil bei den Leitfähigkeitsmessungen volumnormale, bei den Gefrierpunktsbestimmungen gewichtsnormale Lösungen verwendet worden sind.

sind bei allen diesen Salzen ungefähr von derselben Größenordnung; eine Ausnahme machen nur das Kaliumchlorat und das Lithiumnitrat. Bei dem letzteren Salze ist meine Bestimmung vielleicht nicht ganz einwandfrei, weil mit einem sog. „wasserfreien" Präparat gearbeitet wurde. Beim Kaliumchlorat ist der geringe Unterschied seltsam, weil die Zellen für dieses Salz so durchlässig sind wie für Kalisalpeter; ebenso auffällig ist übrigens die große Differenz bei dem Kaliumsulfat, da dieses Salz in viel geringerem Maße in die Protoplasten eindringt, als etwa Kalisalpeter oder Kaliumchlorat.

2. Sieht man sich nun die Salze an, für die ich mit der plasmolytischen Methode keine Durchlässigkeit habe beobachten können, so findet man andere Verhältnisse: Bei denen, die ich in der Tabelle unter a) zusammengestellt habe, stimmen die isotonischen Koeffizienten, die sich auf plasmolytischem und auf kryoskopischem Wege bestimmen lassen, so gut wie vollständig überein. Man könnte geneigt sein, daraus zu schließen, daß die Unterschiede bei den Alkalisalzen, für die die Protoplasten durchlässig sind, eben der Hauptsache nach auf die Durchlässigkeit für die Salze zurückzuführen seien. Denn wäre auch der Zucker dafür irgendwie verantwortlich zu machen, so sollte man meinen, daß sich auch bei den nicht permeablen Salzen Unterschiede zwischen den Koeffizienten geltend machen müßten. Dieser Schluß, der übrigens schon nach meinen Ausführungen im vorigen Abschnitte nicht ganz unbedenklich wäre, verliert aber vollends seine Berechtigung, wenn man nun die isotonischen Koeffizienten der unter b) zusammengefaßten Salze betrachtet: Obwohl ich auch hier eine Durchlässigkeit nicht beobachten konnte, sind doch die plasmolytisch und die kryoskopisch bestimmten Koeffizienten, abgesehen von $BaCl_2$, ganz ausgesprochen verschieden und zwar kaum weniger, ja bei Magnesiumchlorid und Kalziumchlorid eher noch mehr, als bei den permeierenden Alkalisalzen! Für die Chloride der zweiwertigen Erdalkalimetalle ist übrigens die abnorm große Gefrierpunktserniedrigung, der eine ähnlich abnorme Dampfdruckerniedrigung entspricht (Biltz, 1902, S. 191), schon seit langem ein Problem (vgl. z. B. Calame, 1898, S. 401 ff.; Biltz, 1902, S. 191), das, soweit ich sehen kann, auch heute noch ungelöst ist.

Leider werden wir aus diesen Tatsachen folgern müssen, daß auch die isotonischen Koeffizienten der Erdalkalisalze, für die auf plasmolytischem Wege eine Durchlässigkeit nicht festgestellt werden konnte, uns zurzeit keinen sicheren Anhalt dafür zu liefern ver-

mögen, ob die Unterschiede zwischen den Koeffizienten bei den leicht permeablen Alkalisalzen, soweit sie nicht bloß physikalisch bedingt sein sollten, allein auf die Salze oder außerdem auch auf den Zucker zurückgeführt werden müssen. Nur so viel läßt sich mit Sicherheit sagen, daß zweifellos zum mindesten ein Teil der Unterschiede auf der Durchlässigkeit für die Salze beruhen muß; doch können wir nach dem Vorstehenden diesen Schluß mit aller Sicherheit nicht aus den Differenzen zwischen den isotonischen Koeffizienten, sondern nur aus den Ergebnissen der Versuche in meiner früheren Arbeit (1915) ziehen. Ob die Durchlässigkeit aber in der ersten Versuchsviertelstunde geringer oder ebenso groß (nach der Gleichheit der plasmolytischen Koeffizienten im Sommer und Winter) oder etwas größer (nach den kryoskopischen i-Werten etwa doppelt so groß) ist als in der zweiten Viertelstunde, darüber erlauben die isotonischen Koeffizienten eben kein sicheres Urteil Könnte es doch sein, daß im Bereiche der Versuchstemperaturen die physikalisch für die Drucke geltenden Koeffizienten (bezogen auf Zucker) bei allen Alkalisalzen etwas kleiner wären, als sich aus den Gefrierpunktsmessungen schließen läßt. Ob übrigens wirklich allgemein der enge Parallelismus zwischen den osmotischen Drucken und den Gefrierpunktserniedrigungen besteht, wie in der physikalischen Chemie meist angenommen wird, daran könnten sich Zweifel regen, wenn man die großen Abweichungen der plasmolytisch bestimmten Koeffizienten von den kryoskopischen bei den Erdalkalichloriden ins Auge faßt, die sicher nicht bloß durch die Versuchsfehler vorgetäuscht werden[1]. Doch ist es nicht Sache des Botanikers, sondern des berufenen Fachmannes, in diesen

1) Übrigens ist auch die absolute Übereinstimmung von Dampfdruckmessungen mit den kryoskopisch bestimmten Werten nicht sehr vollkommen (vgl. Biltz, 1902, S. 209). Smits (1902, S. 428) hat darauf hingewiesen, wie schlecht z. B. für Kochsalz die isotonischen Koeffizienten, die man aus den kryoskopischen und aus den Dampfdruckmessungen bei 0^0 berechnet, zusammenstimmen (man beachte freilich meine Ausführungen auf S. 579)!

NaCl Konz.$_{gn}$ GM	i_{gn} nach Raoult aus Δ	i_{gn} nach Smits aus P bei 0^0
0,0583	1,91	1,79
0,1179	1,86	1,72
0,2393	1,84	1,71
0,4887	1,840	1,70
1,000	1,838	1,723

äußerst schwierigen Fragen eine Entscheidung zu treffen und die zweifellos bestehenden Unstimmigkeiten aufzuklären.

So dürfte denn die Beweisführung für meine eingangs dieser Arbeit ausgesprochene Behauptung geschlossen sein, daß die isotonischen Koeffizienten allein uns vorläufig keine klaren Einblicke in die Permeabilitätsverhältnisse der Zellen erlauben. Die Permeabilitätskoeffizienten Lepeschkins und Tröndles führen irre. Nur direkte Bestimmungen der Durchlässigkeit, wie z. B. ich sie in meiner früheren Arbeit versucht habe, können hier zum Ziele führen, da es dabei leicht ist, die anderen störenden Faktoren zu berücksichtigen und auszuschalten, welche die mit Lösungen zweier Verbindungen arbeitende Methode der isotonischen Koeffizienten nicht oder nur schwer erfassen kann.

Von großer Wichtigkeit könnte es aber vielleicht, auch zur Bewertung der isotonischen Koeffizienten, werden, diese Koeffizienten für eine größere Anzahl von Versuchsobjekten plasmolytisch möglichst genau zu ermitteln. Möglicherweise lassen sich aus den Zahlen, die dann einmal zur Verfügung stehen, Schlüsse ziehen, wie viel von den Differenzen zwischen den plasmolytisch und den kryoskopisch bestimmten Koeffizienten physiologisch oder physikalisch bedingt ist. Vielleicht eröffnet sich alsdann auch ein Weg, durch einen Vergleich der plasmolytischen isotonischen Koeffizienten untereinander relative Permeabilitätsunterschiede für die Salze zu erschließen, indem man den Koeffizienten einer Pflanze oder eines Pflanzenteiles gewissermaßen als Vergleichswert ansieht. Stets bleibt aber bei solchen Versuchen zu bedenken, daß die Methode der Bestimmung isotonischer Koeffizienten immer nur vieldeutige Ergebnisse liefern kann und daß man also mit Sorgfalt alle Faktoren, die außer der Salzpermeabilität noch Einfluß auf die Koeffizienten haben können, berücksichtigen und womöglich ausschließen muß, will man sich vor Scheinergebnissen schützen. Und das dürfte in den meisten Fällen recht schwierig sein.

Abschnitt IV. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Nachdem ich in einer früheren Arbeit (1915) auf plasmolytischem Wege die Salzmengen bestimmt hatte, die nach Ablauf der ersten Viertelstunde weiterhin in die Protoplasten der Blattzellen von *Rhoeo discolor* eindringen, habe ich nun den Versuch gemacht, mit Hilfe der isotonischen Koeffizienten und auf andere

Weise die Frage zu entscheiden, wie viel Salz in der ersten Viertelstunde nach Übertragung der Schnitte in die Salzlösungen in das Plasma permeiert.

Dazu habe ich zunächst die isotonischen Koeffizienten unter Berücksichtigung der Erfahrungen bei meinen früheren Versuchen so genau wie möglich bestimmt. Plasmolyseversuche mit Rohrzuckerlösungen zeigten, daß der Höhepunkt der Plasmolyse auch bei solchen Zellen, die zuvor 24–48 Stunden gewässert worden waren, erst nach $1^1/_2$–2 Stunden eintritt. Zur Bestimmung der Koeffizienten muß man also die Zellen in den Zuckerlösungen zu anderen Zeiten (nach etwa 2 Stunden) auf den plasmolytischen Zustand untersuchen wie in den Salzlösungen (meist schon nach 15 Minuten!). Die Fehlergrenzen der Einzelmessungen sind von solcher Größenordnung, daß bei der Berechnung der Koeffizienten Werte mit einer Unsicherheit von etwa $\pm$ 0,02 bis 0,04 erhalten werden. Die Fehler werden sich auch kaum verkleinern lassen; doch kann man sie durch Bestimmung der Mittelwerte aus vielen Einzelmessungen zum größten Teile ausschließen.

Als Mittelwert des isotonischen Koeffizienten fand ich für Kalisalpeter, bezogen auf Rohrzucker gleich 1, aus 30 Einzelmessungen an ebenso vielen Blättern $1{,}64_{\mathrm{vii}}$. In vier Blättern war der Koeffizient auffallend größer (1,7; 1,71; 1,77; 1,78); in einigen Fällen kleiner als 1,6, so besonders auffällig bei Schnitten, die ich vor den Messungen nicht gewässert hatte (1,56; 1.57), als nachweisbare Folge der Exosmose irgendwelcher Stoffe aus den Protoplasten.

Gegen die bisherigen plasmolytischen Bestimmungen der isotonischen Koeffizienten, namentlich so weit daraus Rückschlüsse auf Permeabilitätsverhältnisse gemacht worden sind, läßt sich nach meinen Erfahrungen vor allem einwenden: 1. Eine etwaige Exosmose aus den Zellen ist nicht berücksichtigt worden, 2. die Versuche wurden zu früh abgebrochen oder zu spät beendigt, d. h. die Plasmolyse wurde zu einer Zeit beurteilt, wo sie in den Zuckerlösungen noch nicht ihren Höhepunkt erreicht hatte oder wo sie in den Salzlösungen schon wieder z. T. zurückgegangen war, 3. die Salzlösungen wurden nicht fein genug abgestuft, 4. die Koeffizienten wurden mit Kalisalpeter, nicht mit Rohrzucker bestimmt (De Vries).

Der Verwertung der Koeffizienten für Permeabilitätsbestimmungen stehen nun aber große theoretische Bedenken entgegen. Die isotonischen Koeffizienten (oder van't Hoffschen Faktoren) der physikalischen Chemie sind unter der Annahme berechnet

worden, daß die van't Hoffschen Gesetze auch für wässerige Lösungen von endlicher Verdünnung gelten. Die entsprechenden Formeln haben aber nur für unendliche Verdünnung Gültigkeit. Daraus erklärt es sich, daß schon zwischen den i-Werten, wie sie nach verschiedenen physikalisch-chemischen Methoden sich errechnen lassen (z. B. aus kryoskopischen, Dampfdruck-, Leitfähigkeitsmessungen), Unstimmigkeiten bestehen und daß man infolgedessen nicht weiß, welche i-Werte denn nun eigentlich das Verhältnis der Drucke (bei Salzen auch der Dissoziation) richtig wiedergeben; wahrscheinlich ist das bei keinem der Fall.

Von den Begründern der sog. Methode der Permeabilitätskoeffizienten und von anderer Seite wurden zum Vergleiche mit den plasmolytisch bestimmten isotonischen Koeffizienten mit Vorliebe die i-Werte aus den Leitfähigkeitsmessungen herangezogen. Ein solcher Vergleich ist aber, von allem anderen abgesehen, schon deshalb ganz unmöglich, weil die plasmolytischen Koeffizienten das Verhältnis zwischen einem Salz und Rohrzuckerlösungen angeben, die der Theorie schon von 0,1 GM Konzentration an nicht mehr folgen, die aus den Leitfähigkeiten berechneten aber das Verhältnis zu einem idealen und nicht dissoziierenden Körper sind, der der Theorie entspricht. So stimmen denn auch bei meiner Versuchspflanze die i-Werte aus den Plasmolyseversuchen (1,64) und aus den Leitfähigkeitsmessungen sehr schlecht zusammen (1.829). Irgendwelche Schlüsse lassen sich daraus auf die Durchlässigkeitsverhältnisse nicht ziehen.

Einwandfreier wäre ein Vergleich der plasmolytischen i-Werte mit solchen Koeffizienten, die man aus kryoskopischen oder Dampfdruckmessungen berechnet, weil man hier die i-Werte außer auf einen idealen Körper auch auf Rohrzucker beziehen kann und weil bei diesen Methoden der ganze osmotische Effekt in Betracht gezogen ist. Da man aber für die Berechnung auch hier die Formeln der van't Hoffschen Gesetze braucht, die für die in Betracht kommenden Konzentrationen nicht mehr streng gültig sind, da ferner die plasmolytischen Versuche bei ganz anderen Temperaturen als die kryoskopischen Messungen angestellt sind, die allein zum Vergleiche in Betracht kommen, und da die kryoskopischen Daten meist nicht völlig genau sind und bei der Rechnung Interpolationen sich nicht vermeiden lassen, so kann man auch bei solchen Vergleichen genaue Übereinstimmung zwischen den verschiedenen i-Werten bei

fehlender Permeabilität nicht erwarten. Immerhin dürften die physikalisch-chemischen Fehler im Bereiche der verwendeten Konzentrationen gering sein.

Diejenigen Unterschiede, die nun zwischen den plasmolytischen und den kryoskopischen i-Werten nicht auf physikalischen, sondern auf physiologischen Faktoren beruhen, brauchen aber noch nicht allein die Folge der Durchlässigkeit für das Salz zu sein. In gleichem Sinne (verkleinernd) würde auf die plasmolytischen Koeffizienten auch eine stärkere Exosmose aus den Zellen in die Zuckerlösungen als in die der Salze wirken. So läßt sich also aus dem Unterschiede zwischen dem plasmolytischen i-Wert für Kalisalpeter ($1{,}692_{gn}$) und dem kryoskopischen ($1{,}779_{gn}$) nicht sicher entscheiden, ob in der ersten Versuchsviertelstunde, wie es danach scheinen könnte, wirklich 0,0048 GM, also etwa doppelt so viel wie in der zweiten, oder (mehr oder) weniger Salz in die Zellen permeiert ist. Der Unterschied könnte ja eben, soweit er nicht physikalisch-chemisch bedingt ist, auch z. T. auf einen Einfluß des Zuckers zurückzuführen sein. Die auffallende Tatsache, daß der Mittelwert des isotonischen Koeffizienten für Salpeter und Zucker im Winter, wo die Zellen für den Salpeter, soweit die plasmolytische Methode ein Urteil erlaubt, sehr wenig durchlässig sind, etwa ebenso groß ist wie im Sommer, spricht jedenfalls entschieden mehr zugunsten der Annahme, daß in der ersten Versuchsviertelstunde nicht mehr, sondern weniger oder ungefähr ebensoviel Salz in die Zellen permeiert wie in der zweiten.

Um die Frage zu entscheiden, ob tatsächlich auch der Zucker Einfluß auf die Koeffizienten hat, habe ich neue Bestimmungen der isotonischen Koeffizienten nach meiner verbesserten Methode auch noch für viele andere Salze, aber immer nur bei *Rhoeo*, durchgeführt, und zwar sowohl für solche, die bei Plasmolyseversuchen nachweisbar permeieren, als auch für solche, für die ich eine Durchlässigkeit auf diesem Wege nicht habe nachweisen können. Alle geprüften Alkalisalze (die leicht permeieren) mit Ausnahme des Lithiumnitrats und des Kaliumchlorats zeigen annähernd ebenso große Differenzen zwischen den plasmolytischen und den kryoskopischen i-Werten wie Kalisalpeter. Unter den nicht permeierenden Erdalkalisalzen gibt es solche, bei denen diese Unterschiede nicht vorhanden sind (Magnesiumnitrat, Kalziumnitrat, Bariumnitrat, auch Magnesiumsulfat). Aus dieser Tatsache könnte man geneigt sein, zu schließen, daß der Zucker keinen Einfluß auf die Koeffizienten

hat, ständen diesen Salzen zweiwertiger Metalle nicht andere gegenüber, bei denen trotz fehlender Permeabilität die Unterschiede zwischen den Koeffizienten ebensogroß, ja eher noch größer sind als bei den permeierenden Alkalisalzen (vor allem die Chloride des Magnesium, Kalzium, Strontium). Worauf bei diesen Salzen die Unterschiede beruhen, ob physikalisch-chemische oder physiologische Faktoren dabei in Betracht kommen, weiß ich nicht.

So glaube ich denn, daß vorläufig nichts weiter als ein Verzicht übrig bleibt, die Unterschiede zwischen den plasmolytischen und den physikalisch-chemischen isotonischen Koeffizienten als den genauen Ausdruck der Permeabilitätsverhältnisse zu betrachten und daraus Permeabilitätskoeffizienten zu berechnen. Bei der Bestimmung der Durchlässigkeitsgrößen der Plasmahaut für irgendwelche Lösungen bleiben wir also auf direkte Methoden der Messung angewiesen, wie ich eine solche früher auszuarbeiten versucht habe.

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß meine isotonischen Koeffizienten (vgl. die Tabelle auf S. 602) infolge Verbesserung der Meßmethode die genauesten sein dürften, die auf plasmolytischem Wege bisher bestimmt worden sind.

Bonn, Botanisches Institut der Universität.
Im März 1916.

Literaturverzeichnis.

1910. Arrhenius, S., Lehrbuch der Elektrochemie. Übers. von Euler. Leipzig 1910.

1904 a. Barger, G., A microscopical method of determining molecular weights. Journ. of the chemical society, Bd. 85, 1904, S. 286 ff.

1904 b. — —, Eine mikroskopische Methode der Molekulargewichtsbestimmung. Ber. d. deutsch. chem. Ges., Bd. 37, 1904, II, S. 1754 ff.

1902. Biltz, W., Zur Kenntnis der Lösungen anorganischer Salze in Wasser. Zeitschr. f. physikalische Chemie, Bd. 40, 1902, S. 185.

1898. Calame, P., Über die Dissoziation mehrwertiger Salze. Ebenda, Bd. 27, 1898, S. 401.

1899. Dieterici, C., Über die Dampfdrucke verdünnter wässeriger Lösungen bei 0° C. Annalen der Physik, Bd. 67, 1899, S. 859.

1905. Drucker, K., Die Anomalie der starken Elektrolyte. Sammlung chemischer Vorträge, Bd. 10, S. 1. Stuttgart 1905.

1914. Findlay, A., Der osmotische Druck. Übers. von Szivessy. Dresden und Leipzig 1914.

1915. Fitting, H., Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 56, 1915, S. 1.

1912. Flügel, F., Über Gefrierpunktsbestimmungen stark verdünnter wässeriger Lösungen. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 79, 1912, S. 577.

1915. Frazer, J. C. W. und Lovelace, B. F., Studien über den Dampfdruck von Lösungen. Ebenda, Bd. 89, 1915, S. 155 ff.

1915. Georgievics, G v., Über eine neue Form und Grundlage des Verdünnungsgesetzes der Elektrolyte. Ebenda, Bd. 90, 1915, S. 340 ff.

1912. Goebel, J. B., Über die Berechnung der Gleichgewichtskonstanten aus kryoskopischen Messungen. Ebenda, Bd. 78, 1912, S. 244.

1905. Grüneisen, E., Über die innere Reibung wässeriger Salzlösungen und ihren Zusammenhang mit der elektrolytischen Leitung. Wiss. Abhandl. d. physik.-techn. Reichsanstalt, Bd. 4, 1905, S. 237.

1911. Grüneisen, E. und Steinwehr, H. v., Das Leitvermögen wässeriger Lösungen von Elektrolyten mit ein- und zweiwertigen Ionen. Kohlrausch, F., Gesammelte Abhandlungen, Bd. 2, 1911, S. 1223.

1913. Halket, A. C., On various methods for determining osmotic pressures etc. New phytologist, Bd. 12, 1913, S. 164. Siehe auch das Ref. von Ruhland, W. Zeitschr. f. Bot., Bd. 5, 1913, S. 712.

1915. Heydweiller, A., Über die Beweglichkeiten einiger mehrwertiger Kationen in Wasser. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 89, 1915, S. 281 ff.

1900. Jahn, H., Über den Dissoziationsgrad und das Dissoziationsgleichgewicht stark dissoziierter Elektrolyte. Ebenda, Bd. 33, 1900, S. 545.

1901 a. — —, Über die Nernstschen Formeln zur Berechnung der elektromotorischen Kraft von Konzentrationselementen. Ebenda, Bd. 36, 1901, S. 453.

1901 b. — —, Über den Dissoziationsgrad und das Dissoziationsgleichgewicht stark dissoziierter Elektrolyte. Ebenda, Bd. 37, 1901, S. 490.

1902. — —, Entwurf einer erweiterten Theorie der verdünnten Lösungen. Ebenda, Bd. 41, 1902, S. 257.

1905. — —, Über die Erniedrigung des Gefrierpunktes in den verdünnten Auflösungen stark dissoziierter Elektrolyte. Ebenda, Bd. 50, 1905, S. 129.

1915. Jellinek, K., Lehrbuch der physikalischen Chemie, Bd. II, 1915.

1900. Jones, H. C. und Chambers, V. J., On some abnormal freezing point lowerings produced by chlorides and bromides of the alkaline earths. Americ. chemical journal, Bd. 23, 1900, S. 89 ff.

1904. Jones, H. C. und Getman, J. H., The existence of hydrates in solutions of certain non-electrolytes and the non-existence of hydrates in solutions of organic acids. Ebenda, Bd. 32, 1904, S. 328.

1893. Kohlrausch, F., Über die Geschwindigkeit elektrolytischer Ionen. Wiedem. Annalen der Physik, Bd. 50, 1893, S. 385.

1900. Kohlrausch, F. und Maltby, M. E., Das elektrische Leitvermögen wässeriger Lösungen von Alkali-Chloriden und Nitraten. Wiss. Abhandl. d. physik.-chem. Reichsanstalt, Bd. 3, 1900, S. 156.

1907. Kohlrausch, F., Über Ionenbeweglichkeiten im Wasser. Zeitschr. f. Elektrochemie, Bd. 13, 1907, S. 333.

1911. — —, Gesammelte Abhandlungen, Bd. 2, 1911.

1912. Landolt-Börnstein, Physikalisch-chemische Tabellen, 4. Aufl. Berlin 1912.

1908. Lepeschkin, W. W., Über den Turgordruck der vakuolisierten Zellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 26a, 1908, S. 198.

1909a. — —, Über die Permeabilitätsbestimmung der Plasmamembran für gelöste Stoffe. Ebenda, Bd. 27, 1909, S. 129.

1909b. — —, Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. Beihefte z. botan. Zentralblatt, Bd. 24, I, 1909, S. 308.

1911. — —, Über die Einwirkung anästhesierender Stoffe auf die osmotischen Eigenschaften der Plasmamembran. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 29, 1911, S. 349.

1909. Maier, R., Über einen Apparat zur Messung der Dampfspannungen verdünnter wässeriger Lösungen. Diss. Tübingen.

1901. Nernst, W., Zur Theorie der Lösungen. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 38, 1901, S. 487.

1913. — —, Theoretische Chemie, 7. Aufl. Stuttgart 1913.

1909. Ostwald, W., Grundriß der allgemeinen Chemie, 4. Aufl. Dresden u. Leipzig 1909.

1907. Overton, E., Über den Mechanismus der Resorption und der Sekretion. Nagels Handbuch der Physiol. des Menschen, Bd. 2, 1907, S. 744.

1902. Planck, M., Zur Thermodynamik und Dissoziationstheorie binärer Elektrolyte. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 41, 1902, S. 212.

1898. Raoult, F. M., Über Präzisionskryoskopie, sowie einige Anwendungen derselben auf wässerige Lösungen. Ebenda, Bd. 27, 1898, S. 617.

1915. Remy, H., Beiträge zum Hydratproblem. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 89, 1915, I, S. 467 ff.; II, S. 529 ff.

1912. Renner, O., Über die Berechnung des osmotischen Druckes. Biol. Zentralblatt, Bd. 32, 1912, S. 486.

1909. Riesenfeld, E. H. und Reinhold, B., Berechnung der Ionenhydratation aus der Überführungszahl und der Ionenbeweglichkeit. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 66, 1909, S. 672.

1902. Roth, W. A., Gefrierpunktserniedrigungen durch Nichtelektrolyte in konzentrierten wässerigen Lösungen. Ebenda, Bd. 43, 1902, S. 539.

1912. — —, Kryoskopische Präzisionsmessungen. I. Nitrate einwertiger Metalle. Ebenda, Bd. 79, 1912, S. 599.

1909. Ruhland, W., Zur Frage der Ionenpermeabilität. Zeitschr. f. Botanik, Bd. 1, 1909, S. 747.

1911. — —, Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel von *Beta vulgaris* (Zuckerrübe). Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 50, 1911, S. 200 ff.

1913. — —, Turgor. Handwörterbuch der Naturwiss. G. Fischer, Jena, Bd. 10, 1913, S. 90.

1915. — —, Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 55, 1915, S. 409.

1911. Seiferheld, H., Über Dampfspannungen verdünnter wässeriger Lösungen von Nichtelektrolyten, absolut gemessen. Diss. Tübingen.

1902. Smits, A., Über den Verlauf des Faktors i bei mäßig verdünnten wässerigen Lösungen als Funktion der Konzentration. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 39, 1902, S. 385.

1905. — —, Beitrag zur Kenntnis des Verlaufs der Dampfspannungserniedrigung bei wässerigen Lösungen. Ebenda, Bd. 51, 1905, S. 33.

1915. Snethlage, H. C. S., Eine Hypothese über den Zustand gelöster Elektrolyte. II. Ebenda, Bd. 90, 1915, S. 139 ff.

1902. Steele, B. D., Die Messung von Ionengeschwindigkeiten in wässerigen Lösungen und die Existenz komplexer Ionen. Ebenda, Bd. 40, 1902, S. 689.

1910. Tröndle, A., Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48, 1910, S. 171.

1884. De Vries, H., Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 14, 1884, S. 427.

1888. — —, Osmotische Versuche mit lebenden Membranen. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 2, 1888, S. 415.

1889. — —, Isotonische Koeffizienten einiger Salze. Ebenda, Bd. 3, 1889, S. 103.

1908/9. Washburn, E. W., Die neueren Forschungen über die Hydrate in Lösung. I u. II. Jahrb. f. Radioaktivität und Elektronik, Bd. 5, 1908, S. 493 und Bd. 6, 1909, S. 69.

1909b. — —, Bestimmung der Hydratation von Ionen durch Überführungsversuche in Gegenwart eines Nichtelektrolyten. Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 66, 1909, S. 513 ff.

1900. Whetham, W. C. D., Die Dissoziation verdünnter Lösungen beim Gefrierpunkte. Ebenda, Bd. 33, 1900, S. 344.

Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band LVII.





